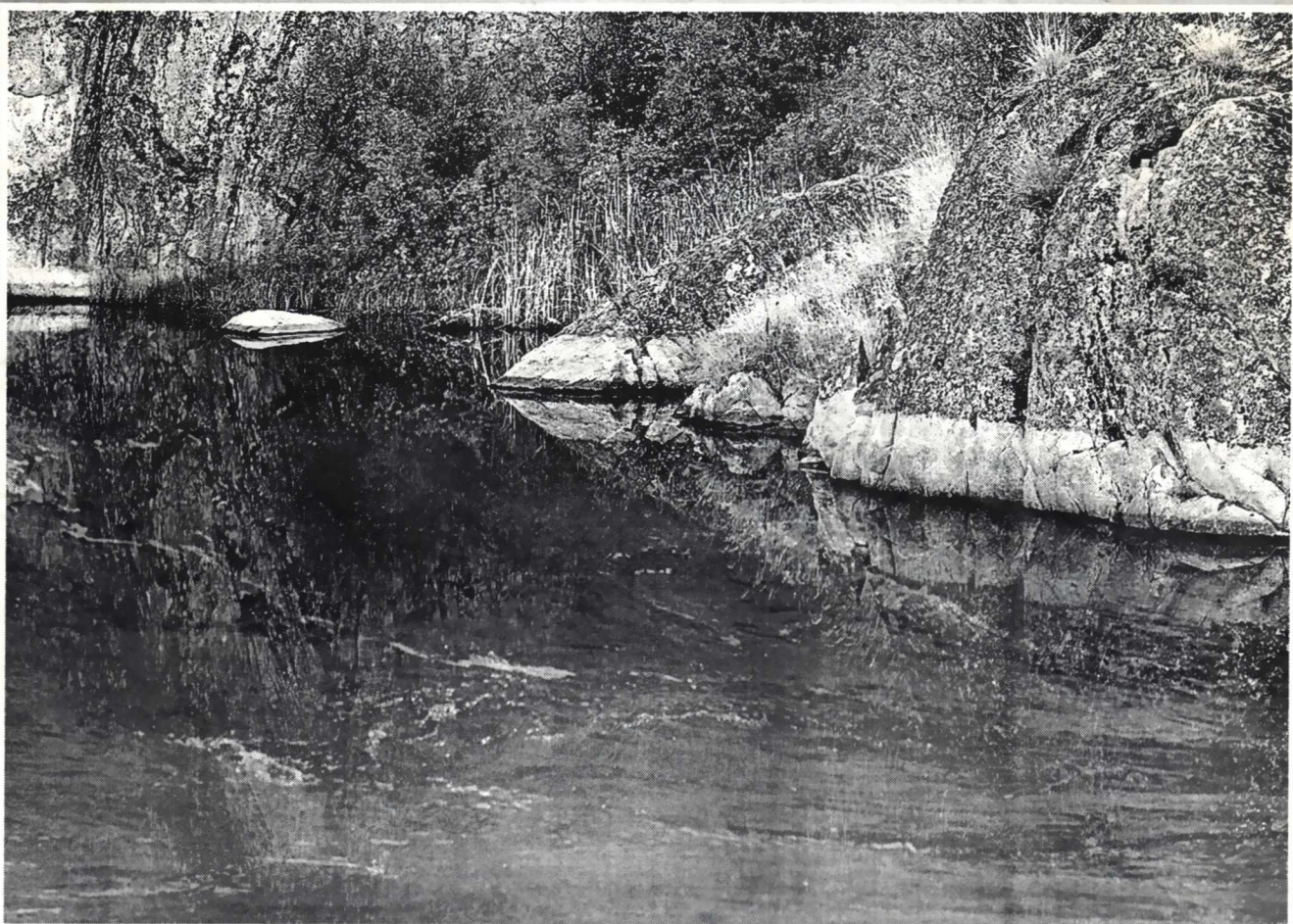


Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера



Петрозаводск 2001



Айно Семеновна Лутта
(1902–1982)

10 октября 2002 года исполняется
100 лет со дня рождения Айно Семеновны Лутта,
замечательного биолога,
крупнейшего ученого Карелии в области паразитологии,
памяти которой посвящается наша книга

KARELIAN RESEARCH CENTRE
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE OF BIOLOGY
RAS PARASITOLOGICAL SOCIETY

**ECO-PARASITOLOGICAL RESEARCH
ON ANIMALS AND PLANTS
IN THE EUROPEAN NORTH**

PETROZAVODSK
2001

КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО ПРИ РАН

**ЭКОЛОГО-ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА**

ПЕТРОЗАВОДСК
2001

ЭКОЛОГО-ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. 118 с.

Представлены результаты многолетних исследований сотрудников лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии Карельского научного центра РАН. В статьях сборника нашли отражение итоги изучения особенностей формирования фауны паразитов наземных и водных сообществ Европейского Севера. Приведены современные данные о видовом составе и численности паразитов рыб, мелких млекопитающих, рыбоядных птиц, а также растений Карелии. Получены новые данные, характеризующие влияние деятельности человека на распространение и численность паразитов в условиях трансформации и загрязнения окружающей среды. Расширены исследования по изучению биоразнообразия и экологии почвенных нематод.

Редактор – доктор биологических наук, профессор Е. П. Иешко

Сборник подготовлен к 50-летию
лаборатории паразитологии животных и растений
Института биологии Карельского научного центра РАН

ISBN 5-9274-0060-4

© Карельский научный центр РАН, 2001
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2001

СОДЕРЖАНИЕ

Е. П. ИЕШКО, Е. А. РУМЯНЦЕВ. Итоги паразитологических исследований за 50 лет	8
Л. И. ГРУЗДЕВА. О развитии фитонематологии в Карелии	10
Е. А. РУМЯНЦЕВ, Б. С. ШУЛЬМАН, Е. П. ИЕШКО. Паразитофауна рыб Ладожского озера	13
Е. А. РУМЯНЦЕВ, Б. С. ШУЛЬМАН. Паразиты рыб озера Толвоярви	25
Н. В. ЕВСЕЕВА. Разнообразие паразитов гольца усатого (<i>Nemachilus barbatulus</i> L.) и бычка-подкаменщика (<i>Cottus gobio</i> L.) в урбанизированной экосистеме реки Лососинки	30
Ю. Ю. БАРСКАЯ. Структура и разнообразие паразитарных сообществ хариуса (<i>Thymallus thymallus</i> L.) реки Оланги	36
Б. С. ШУЛЬМАН, И. Л. ЩУРОВ, Е. П. ИЕШКО, В. А. ШИРОКОВ. Влияние <i>Gyrodactylus salaris</i> Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.) в реке Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним	40
Л. В. АНИКИЕВА, Е. П. ИЕШКО. Популяционные аспекты изучения паразитарных сообществ рыб на примере паразита окуня <i>Proteocephalus percae</i> (Cestoda: Proteocephalidae)	49
Л. В. АНИКИЕВА, Г. Н. ДОРОВСКИХ. Фенотипическая изменчивость паразита лососевидных рыб <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800) из обыкновенного гольяна (<i>Phoxinus phoxinus</i>)	58
Л. И. ГРУЗДЕВА. Фауна почвообитающих нематод в естественных и трансформированных биоценозах Карелии	64
Е. М. МАТВЕЕВА, Т. Е. КОВАЛЕНКО, Л. И. ГРУЗДЕВА, Е. П. ИЕШКО. Почвенные нематоды как индикаторы индустриального загрязнения	69
В. С. АНИКАНОВА, Л. А. БЕСПЯТОВА, С. В. БУГМЫРИН. Паразиты обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> L.) Южной Карелии	78
В. С. АНИКАНОВА, Е. П. ИЕШКО. Особенности формирования гельминтофауны бурозубок <i>Sorex araneus</i> L. и <i>S. minutus</i> L. Южной Карелии	86
С. В. БУГМЫРИН, Е. П. ИЕШКО, В. С. АНИКАНОВА, Л. А. БЕСПЯТОВА. Анализ паразитарных сообществ мышевидных грызунов национальных парков «Паанаярви» и «Оуланка»	91
Р. С. МАРТЬЯНОВ. Гельминтологические исследования <i>Larus canus</i> , <i>L. argentatus</i> и <i>Sterna hirundo</i> Онежского и Ладожского озер	96
Б. З. КАУФМАН. Некоторые аспекты паразитарной модификации репродуктивного поведения хозяев	100
С. Г. КАРПОВА, Б. З. КАУФМАН. Некоторые биоритмические особенности кровососущих комаров как адаптация к условиям Севера (на примере <i>Aedes communis</i>).	104
С. Г. КАРПОВА. Модификация суточного ритма вылета из куколок <i>Aedes dianteus</i> (Diptera, Culicidae) температурными условиями развития	107
Основные научные труды, подготовленные сотрудниками лаборатории	112



К 100-ЛЕТИЮ АЙНО СЕМЕНОВНЫ ЛУТТА – ОРГАНИЗАТОРА И ПЕРВОЙ ЗАВЕДУЮЩЕЙ ЛАБОРАТОРИИ ПАРАЗИТОЛОГИИ

10 октября 2002 г. замечательному биологу, заслуженному деятелю науки РСФСР и КАССР, крупнейшему ученому Айно Семеновне Лутта исполнится 100 лет.

Айно Семеновна родилась в деревне Малое Резино под Петербургом. После окончания Петергоградской учительской семинарии (1919) и Ленинградского Педагогического института им. Герцена (1928) она поступила в аспирантуру к выдающемуся русскому зоологу Валентину Александровичу Догелю. Первые исследования молодая аспирантка проводила на трематодах, изучая динамику запасных питательных веществ у паразитических червей в зависимости от цикла их развития. Годы совместной работы с руководителем оказали решающее влияние на формирование молодого ученого: Айно Семеновна переняла все самые лучшие качества своего Учителя, сохранила и продолжила его основные научные направления. Позднее, сочетая преподавательскую деятельность с научной, Айно Семеновна приступила к интереснейшим исследованиям по изучению иммунитета животных при гельминтозных заболеваниях. Полученные результаты открывали широкие перспективы изучения паразито-хозяйственных отношений, а сами исследования представляли собой новое научное направление. Однако эксперименты были прерваны. Началась Великая Отечественная война. Айно Семеновна едет в Среднюю Азию для решения практических вопросов: стимуляции многоплодия каракулевых овец, изучения особо опасных болезней овец, ангорских коз, кавалерийских лошадей.

В 1949 г. Айно Семеновна переезжает в Карелию. При ее активном участии был создан Институт биологии Карельского филиала АН СССР и ее любимое детище – лаборатория паразитологии. С этого времени и началось планомерное и систематическое решение проблем краевой паразитологии. Вместе с Айной Семеновной работали и возглавляли самостоятельные направления Ю. И. Полянский, Е. М. Хейсин, С. С. Шульман. Работы паразитологов охватывали целый ряд вопросов по охране здоровья человека, борьбе с паразитами рыб, домашних и ценных промысловых животных, защите растений от вредителей и болезней.

Основное внимание Айно Семеновны в этот период было направлено на арахноэнтомологические исследования: сначала иксодовые клещи, являющиеся переносчиками возбудителей клещевого энцефалита, бабезиоза и туляремии, позднее – слепни, кровососущие комары, мошки и мокрецы. Первая коллективная работа «Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними» (1959) была посвящена распространению и экологии иксодовых клещей на территории Карелии. Благодаря фундаментальным исследованиям А. С. Лутта слепни Карелии оказались наиболее изученной группой среди других кровососущих двукрылых. Полученные результаты были обобщены в специальной монографии, за которую в 1967 г. Айно Семеновна была удостоена степени доктора биологических наук. Вот как отзывался профессор А. В. Штакельберг по поводу этой диссертации: «Диссертация А. С. Лутта в сущности даже не монография, скорее, энциклопедия по слепням Карелии. Представляет собой явление выдающееся, в нее вложен огромный разносторонний и в высшей степени добросовестный труд». Первая книга «Слепни (Diptera, Tabanidae) Карелии» вышла в свет в 1970 г., вторая (в соавторстве с Х. И. Быковой) – «Слепни Европейского Севера СССР» – в 1982 г.

Систематические исследования кровососущих членистоногих на территории Карелии и Мурманской области под научным руководством А. С. Лутта позволили изучить видовой состав, биологию и экологию иксодовых (Е. М. Хейсин, Т. К. Бобровских) и гамазовых (Р. Е. Шульман, А. И. Гущина, Н. А. Маршалова) клещей, мошек (З. В. Усова), мокрецов (Г. М. Глухова), комаров (М. П. Лобкова, В. В. Сорокина, А. А. Шарков) и слепней (А. С. Лутта, Х. И. Быкова). При выяснении характера и степени влияния факторов среды удалось выделить наиболее типичные механизмы приспособления отдельных групп кровососов к суровым климатическим условиям Севера в целях поиска наиболее слабого звена в цикле их развития для разработки биологически обоснованных мероприятий по борьбе с ними. Изучение роли микроспоридий (Х. И. Быкова) и паразитических грибов (Л. А. Беспятова) в ограничении численности слепней было следующим этапом арахноэнтомологических исследований в Карелии.

Айно Семеновна была блистательным оратором и педагогом. Она читала лекции и школьникам, и студентам, и научным работникам, и просто любителям природы. Айно Семеновна прекрасно рисовала, знала и любила отечественную и зарубежную литературу. И вместе с тем была простым и сердечным человеком, могла утешить в беде, порадоваться чужой радости. Она любила жизнь, людей и, просыпаясь по утрам, говорила: «Жизнь прекрасна и все впервые!»

Айно Семеновна оставила значительное творческое наследие. Она создала большой научный коллектив паразитологов, вырастила многих докторов и кандидатов наук, опубликовала более 200 крупных научных работ.

А. С. Лутта прекрасно сочетала научную работу с общественной деятельностью. За период работы в Карелии она была постоянным заместителем председателя Карельского Комитета защиты мира, заместителем председателя научно-методического совета Петрозаводского государственного университета, председателем конкурсной комиссии Института биологии Карельского филиала АН СССР, членом редакционно-издательского совета филиала, была избрана депутатом Верховного Совета Карельской АССР.

Правительство высоко оценило деятельность А. С. Лутта. Она награждена орденом «Знак Почета», за работу в Комитете защиты мира — медалью «Борцу за мир» и Почетной грамотой.

ИТОГИ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗА 50 ЛЕТ

Е. П. ИЕШКО, Е. А. РУМЯНЦЕВ

Лаборатория паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН отмечает свой 50-летний юбилей. С момента создания лаборатории наметились два основных направления паразитологических исследований – гельминтологическое и арахноэнтомологическое. У их истоков стояла А. С. Лутта. В 1950 г. в «Известиях Карельского филиала АН СССР» она выступила со статьей «О задачах паразитологических исследований в Карелии». До конца 1940-х гг. паразитологические исследования в Карелии носили эпизодический характер. Планомерными и систематическими они стали с момента организации в 1949 г. группы паразитологов при кафедре зоологии беспозвоночных Петрозаводского государственного университета и введения в это же время в структуру Карельского филиала АН СССР лаборатории паразитологии. В начальный период паразитологические исследования возглавляли Е. М. Хейсин, Ю. И. Полянский, А. С. Лутта. Направление и содержание исследований определялись проблемой краевой паразитологии, выдвинутой академиком Е. Н. Павловским. Они были подчинены задачам охраны здоровья человека, борьбе с заболеваниями домашних и ценных промысловых животных. Исходным и основополагающим этапом была инвентаризация фауны паразитов.

В Карелии – крае многочисленных и разнообразных озер, важнейшее место в программе паразитологических исследований заняло изучение паразитов рыб. В его основу легли идеи В. А. Догеля (1935, 1938) и открытые им закономерности (правила) экологической паразитологии, которые и были сформулированы преимущественно на результатах исследований паразитов рыб Карелии. Помимо самого В. А. Догеля в изучении паразитов рыб принимали участие многие его ученики и последователи (Г. К. Петрушевский, И. Е. Быховская, Ю. И. Полянский, С. С. Шульман). Эти ученые внесли большой вклад в развитие экологической паразитологии. Так, они выявили изменения паразитофауны беломорской семги в связи с ее миграцией и возрастом, исследовали паразитофауну рыб малых лесных озер-ламп, показав ее исключительную бедность. Ими получены первые систематические сведения о паразитах рыб Онежского озера, зараженности рыб Карелии личинками широкого лентеца. Они впервые показали влияние загрязнений Кондопожской губы Онежского озера на паразитофауну рыб.

В 1950–1960-е гг. паразитологические исследования в Карелии успешно велись С. С. Шульманом и его учениками. Широким изучением были охвачены озера Сямозерской группы. Итогом этих работ стала известная монография С. С. Шульмана, Р. П. Малаховой и В. Ф. Рыбак «Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии» (1974). Позднее Р. П. Малахова, Л. В. Аникиева и Е. П. Иешко продолжили изучение паразитов рыб оз. Сямозеро и выявили существенные изменения фауны паразитов рыб за многолетний период (два десятилетия). Ими же была исследована паразитофауна рыб водоемов бассейна р. Каменной, биология и морфология цестод – паразитов рыб и др. Результатом этих исследований стали многочисленные публикации и монография «Экологический анализ паразитов сиговых рыб» (1983). В этом же году Е. А. Румянцев и Р. П. Малахова опубликовали книгу «Паразиты и болезни рыб Карелии» – первое популярное издание по паразитам рыб, предназначенное для широкого круга читателей.

В последние два десятилетия паразитологические исследования рыб Карелии и Европейского Севера в целом были направлены главным образом на изучение видового состава, биологии и экологии паразитов, опасных возбудителей заболеваний рыб (гиродактилез), разработку концепции паразитологической типизации озер, изменений фауны паразитов рыб в водоемах с разным уровнем эвтрофикации и антропогенного воздействия. Проводится планомерное изучение паразитов рыб Ладожского озера, основных озерно-речных систем Карелии и др. Результатом проведенных исследований стали ряд монографий: Е. П. Иешко «Популяционная биология гельминтов рыб» (1988); Е. А. Румянцев «Эволюция фауны паразитов рыб в озерах» (1996); Е. А. Румянцев, Е. П. Иешко «Паразиты рыб водоемов Карелии»; В. К. Митенев, Б. С. Шульман «Паразиты рыб водоемов Мурманской области» (1999). Помимо авторов этих монографий в паразитологических исследованиях рыб в настоящее время успешно участвуют Л. В. Аникиева, Н. В. Евсеева, Ю. Ю. Барская. Так, Л. В. Аникиева занимается популяционно-морфологическим направлением в изучении паразитов рыб (на примере цестод). Подробные эколого-фаунистические исследования паразитов рыб, проводимые в лаборатории, являются базой для разработки научных основ

профилактики и борьбы с заболеваниями рыб при развитии аквакультуры. К тому же, сама паразитология рыб уже стала составной частью комплексного биологического исследования водоемов.

Арахноэнтомологические исследования, начатые А. С. Лутта с изучения биологии и экологии иксодовых клещей, были успешно продолжены ее многими учениками и последователями (В. М. Глухова, З. В. Усова, М. П. Лобкова, Н. А. Маршалова, Т. К. Бобровских, Х. И. Быкова, В. В. Сорокина). Результаты их нашли отражение во многих публикациях и монографиях. Наиболее значительные из них: З. В. Усова «Фауна мошек (Diptera, Simuliidae) Карелии и Мурманской области» (1961); А. С. Лутта «Слепни (Diptera, Tabanidae) Карелии» (1970).

В 1960 г. начались исследования по фитогельминтологии, которые возглавила Г. И. Соловьева. В настоящее время они успешно развиваются. В них участвуют Л. И. Груздева, Е. М. Матвеева, Т. Е. Коваленко, Г. Н. Лай. Особое внимание уде-

ляется изучению фауны почвенных нематод в естественных и искусственных биоценозах.

В последние годы получило развитие новое для лаборатории направление паразитологических исследований — изучение фауны паразитов мелких млекопитающих (В. С. Аниканова, Л. А. Беспятова, С. В. Бугмырин). Возобновлены гельминтологические исследования рыбоядных птиц (Р. С. Мартыанов).

Наряду с основными как традиционными, так и новыми направлениями паразитологических исследований, сотрудниками лаборатории был выполнен целый ряд интересных работ, посвященных изучению отдельных групп паразитов и их хозяев. Итогом их стали, в частности, монографии: Х. И. Быкова, И. В. Исси «Микроспоридии — паразиты слепней» (1991); В. С. Аниканова «Кокцидии кроликов, норок и песцов клеточного содержания» (1994); Б. З. Кауфман «Индукция гостального поведения в паразитарных системах» (1999).

О РАЗВИТИИ ФИТОНЕМАТОЛОГИИ В КАРЕЛИИ

Л. И. ГРУЗДЕВА

Начало развития фитонематологии в Карелии относится к 1961 г. и связано с именем Галины Ивановны Соловьевой. Г. И. Соловьева окончила аспирантуру в Москве (1965) под руководством выдающегося биолога А. А. Парамонова и продолжила исследования по нематодам в Институте биологии Карельского филиала АН СССР. В 1964–1987 гг. Г. И. Соловьева — заведующая лаборатории паразитологии, в 1987–1992 гг. — лаборатории фитонематологии. Под ее руководством изучена фауна и экология свободноживущих и фитопаразитических нематод, закономерности их расселения в зависимости от природно-климатических условий, типа растительности, антропогенных факторов. Оценка роли почвенных нематод возможна, если известны их взаимосвязи с другими членами биогеоценоза. Методический поиск показал перспективность использования для этой цели метода эколого-фитоценологических координат, широко применяемого в геоботанике. Комплексные исследования по единой методике проводились с 1964 по 1978 г. на луговом стационаре Вороново (Кондопожский район КАССР), где представлены типичные для Карелии и всей лесной зоны европейской части России естественные луговые ассоциации. Были установлены общий характер и тенденции изменчивости сообществ нематод под влиянием среды обитания, выявлены устойчивая и динамичная части сообществ, состоящие соответственно из нематод-эврибионтов и стенобионтов. Первые образуют основу фаунистических комплексов в любых почвенно-климатических условиях. В исследованиях принимали участие Г. И. Соловьева, А. П. Богданова, Л. И. Груздева, В. Ф. Маркевич, Л. А. Семенова. В этот период вышли из печати две большие работы — Г. И. Соловьева «Паразитические нематоды древесных и травянистых растений. Обзор рода *Paratylenchus*» (Л., 1972) и Г. И. Соловьева, А. П. Васильева, Л. И. Груздева «Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Северо-Запада СССР» (Л., 1976).

Следующим этапом комплексных исследований совместно с почвоведом, мелиоратором, геоботаниками были работы, проводимые на луго-мелиоративном стационаре Корза Института биологии (Пряжинский район КАССР) с 1980 по 1994 г. Цель исследований — изучение и оценка нематологической ситуации в естественных биогеоценозах и агроценозах (сеяные луга) Карелии как теоретическая основа для разработки мероп-

приятий по направленному регулированию численности нематод с использованием агротехнических приемов, например, внесение минеральных удобрений в определенных дозах. Было выявлено, что осушение болот, проведение агротехнических мероприятий способствует увеличению численности и обогащению состава фауны почвенных нематод. Действие минеральных удобрений на нематод зависит от дозы, сочетания отдельных элементов *NPK* и неоднозначно на участках разной степени окультуренности. Наблюдается сукцессионная смена трофических групп нематод. Эти данные могут использоваться для оценки скорости и интенсивности протекания процесса минерализации торфа. В исследованиях участвовали Л. И. Груздева (руководитель), З. С. Макаревская, А. В. Грабовик, В. Ф. Маркевич, Г. Н. Лай, А. П. Богданова, Т. Е. Коваленко. По полученным материалам были защищены две кандидатские диссертации (Л. И. Груздева, З. С. Макаревская). Опубликованы материалы Всесоюзного совещания, проведенного в г. Петрозаводск, — «Принципы и методы экологической фитонематологии» (1985) и монография Г. И. Соловьевой, Л. И. Груздевой, Я. Козловской «Влияние минеральных удобрений на сообщества почвенных нематод» (1989).

Важное значение для выявления закономерностей становления фаунистических комплексов нематод имеет накопление сравнительно-экологических материалов из различных природных зон. С этой целью были предприняты экспедиции по Карелии (Г. И. Соловьева, А. В. Грабовик, В. Ф. Маркевич, А. П. Богданова, Л. И. Груздева), а также зоогеографические исследования на территории европейской части СССР (Г. И. Соловьева, А. В. Грабовик, З. С. Макаревская). Была исследована фауна почвенных нематод Центрально-Черноземного заповедника, Приокско-Террасного заповедника, заповедника «Мыс Мартьян» в Крыму, Никитского и Гурзуфского профилей Южного берега Крыма. В работах по определению фауны этих биоценозов и систематизации материалов участвовали Г. И. Соловьева, Л. И. Груздева, З. С. Макаревская. Г. И. Соловьевой опубликована монография «Экология почвенных нематод» (1986). В этот же период выполнялась договорная тема, касающаяся вопросов заселения шунгитовых почв нематодами. Исследования проводились в Карелии и в некоторых

регионах России (Челябинская и Киевская области, Ильменский заповедник на Южном Урале). В ней принимали участие Г. И. Соловьева, Л. И. Груздева, А. В. Грабовик, З. С. Макаревская, Т. Е. Коваленко, В. Ф. Маркевич. По итоговым результатам были опубликованы оперативно-информационные материалы (Г. И. Соловьева, Л. И. Груздева, А. В. Грабовик, 1981).

Известно, что фитопаразитические комплексы нематод формируются за счет естественных, исторически сложившихся в данном регионе. Поэтому проводились исследования по выявлению уровня зараженности луговых растений паразитическими нематодами рода *Anguina*, *Heterodera*. Была составлена карта распространения ангвин на территории Карелии (Г. И. Соловьева, Л. И. Груздева). Для идентификации видов нематод рода *Anguina*, паразитирующих на дикорастущих травах, использовали методы кариосистематики (Л. И. Груздева), гистологии (Т. Е. Коваленко).

Изучен видовой состав гетеродер, поражающих корни растений, и особенности их расселения в Южной Карелии. Проведен анализ сезонной и многолетней динамики их численности на естественных и поверхностно удобренных лугах среднетаежной подзоны. Установлено, что не менее 30 видов растений являются возможными резервентами гетеродер. Обнаружено 9 форм гетеродер, обитающих на корнях злаковых, бобовых растений (А. П. Богданова).

Наиболее подробно проводилось изучение биологии и экологии одного из наиболее экономически значимых видов фитопаразитических нематод — картофельной цистообразующей нематоды с параллельным изучением физиологии больного растения (Г. И. Соловьева, А. П. Богданова, Е. В. Потаевич, И. В. Макарычева, А. Ф. Гончар). В условиях вегетационного опыта в Карелии от момента заражения картофеля цистами глободеры до появления яиц у самок нового поколения проходит 40–42 дня. Полный же цикл развития паразита, заканчивающийся формированием инвазионных личинок 2-го возраста, требует 85 дней. Таким образом, было установлено, что за вегетационный период глободера в Карелии дает только одно поколение. Появление в литературных источниках данных о существовании в странах Европы «агрессивных рас» нематоды, поражающих нематодоустойчивые сорта картофеля, послужило толчком для проведения исследований по идентификации вида нематоды, паразитирующей в республике. Методом тест-сортиратора растений-дифференциаторов было установлено, что в глободерозных очагах Южной и Юго-Западной Карелии распространен неагрессивный патотип R01 *Globodera rostochiensis*, называемый золотистой картофельной нематодой (А. П. Богданова).

Для оценки вредоносности глободеры и селекции картофеля на устойчивость к паразиту необходимо изучение физиолого-биохимических характеристик здоровых и зараженных растений. Данная

работа проводилась сотрудниками лаборатории под руководством Е. В. Потаевич (1980–1989). Исследования вели в вегетационном опыте с использованием набора иммунных видов картофеля, которые заражали местной популяцией картофельной цистообразующей нематоды. Выявлены различия в характере реакции таких показателей, как количество пигментов, интенсивность водного обмена, интенсивность дыхания у зараженных нематодой растений устойчивых и восприимчивых сортов. Исследование пораженного растения проводилось на разных уровнях: анатомо-морфологическом (Т. Е. Коваленко), физиологическом и биохимическом (Е. В. Потаевич, И. В. Макарычева, А. Ф. Гончар). В итоге была издана коллективная монография «Физиология глободерорезистентности картофеля» (Л., 1989).

Картофельная нематода расселяется достаточно быстро. Борьба же с ней очень трудна из-за особенностей биологии паразита, длительности сохранения жизнеспособности цист при отсутствии растения-хозяина (10–15 лет). В современных условиях больше внимания уделяется разработке биологических методов борьбы, направленных на воздействие на наиболее слабых участках цепи взаимоотношений хозяина и паразита. Осуществляется поиск биопрепаратов, выведение устойчивых сортов и гибридов картофеля, проведение профилактических мероприятий, поддержание необходимого уровня агротехнических приемов. Нашими исследованиями установлено, что в качестве нематодцидного средства можно применять свежераздробленную кору сосны и ели. Внесение ее в почву приводит к снижению численности паразита в 5–8 раз. Одновременно кора хвойных благоприятно влияет на рост и развитие картофеля. Были разработаны охранные методы проведения эксперимента, отработана методика получения инвазионного материала в нужных количествах (Л. И. Груздева, Е. М. Матвеева, Г. Н. Лай, Т. Е. Коваленко, А. П. Богданова).

В 1993 г. произошло слияние группы фитонематологии (Л. И. Груздева — руководитель, Е. М. Матвеева, Т. Е. Коваленко, Г. Н. Лай) с лабораторией паразитологии, возглавляемой Е. П. Иешко. С этого периода и по настоящее время исследования проводятся по проблеме антропогенной биодинамики, в плане изучения биоиндикационной роли нематод. Реакции нематод на воздействия анализируются на разных уровнях: популяционном, организменном и на уровне сообщества. Анализируется фауна ненарушенных лесных, луговых биоценозов Карелии и подвергающихся антропогенному влиянию. Накапливаются данные, подтверждающие возможность использования почвенных нематод в качестве тестовых объектов для характеристики условий их обитания (Л. И. Груздева, Т. Е. Коваленко, Е. М. Матвеева).

Большая экспериментальная работа осуществляется по культивированию нематод на искусственных питательных средах. Она была начата З. С. Макаревской (1985), которая занималась вопросами

биоэнергетики, в частности, экспериментальным определением энергетических затрат нематод на дыхание при использовании различных доз минеральных удобрений. В лабораторных экспериментах в настоящее время нематоды используются как тест-объекты для выяснения влияния солей тяжелых металлов, минеральных удобрений, побочных продуктов деревообрабатывающего производства на динамику их численности, прирост популяций, возрастную структуру, морфологию, биохимию (Т. Е. Коваленко, Е. М. Матвеева, Л. И. Груздева).

Исследуются вопросы онтогенеза, популяционной изменчивости и паразито-хозяйинных связей

наиболее опасных фитопаразитов на примере картофельной нематоды *Globodera rostochiensis*. Установлена индивидуальная неоднородность ответных реакций картофеля на различные уровни паразитарного воздействия (Е. М. Матвеева). Изучаются вопросы комплексного влияния на картофель нематодного и грибного патогенов (Е. М. Матвеева, Л. И. Груздева), а также взаимоотношения почвенных нематод с другими почвенными организмами, в частности с микрофлорой (Л. И. Груздева, Г. Н. Лай). Проводится разработка эффективных методов диагностики паразитов и экологически безопасных способов контроля их численности.

ПАЗАРИТОФАУНА РЫБ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Е. А. РУМЯНЦЕВ, Б. С. ШУЛЬМАН, Е. П. ИЕШКО

Исследована паразитофауна некоторых видов рыб Ладужского озера в районе Усть-Обжанки (Олонецкий район). В данной публикации представлена лишь ее общая характеристика. Более подробный анализ будет проведен при завершении общего фаунистического исследования паразитов рыб этого водоема. Паразитофауна рыб Ладужского озера характеризуется максимальным видовым разнообразием, которое не наблюдается в других озерах Европы. В результате хозяйственной деятельности человека в водоем проник ряд новых видов из других регионов. Несмотря на эвтрофикацию и загрязнение прибрежных акваторий, Ладужское озеро сохраняет черты, присущие крупным олиготрофным водоемам.

Ладужское озеро – самый крупный внутренний водоем Европы – привлекает пристальное внимание со стороны многих исследователей. За последние десятилетия в его экосистеме были отмечены заметные изменения, вызванные человеческой деятельностью (Drabkova et al., 1995; Слепухина и др., 2000). В основном они были связаны с различного рода химическими загрязнениями. До сих пор в паразитологическом отношении Ладужское озеро было изучено слабо. Имелись лишь отрывочные данные. Наиболее полные сведения приводятся только в двух работах (Jääskeläinen, 1921; Барышева, Бауер, 1957). Однако и они устарели и далеко не охватывают все систематические группы паразитов. Изучение паразитов рыб Ладужского озера ведется под руководством Е. А. Румянцева и непосредственном участии наряду с ним в полевых работах Б. С. Шульмана и студентов Петрозаводского государственного университета. В данной статье приводятся результаты паразитологических исследований, проведенных в юго-восточной части водоема (район устья р. Обжанки). Метод исследования – полное паразитологическое вскрытие рыб. К настоящему времени удалось изучить основную видовую состав ихтиофауны водоема. Вышли две статьи по паразитам рыб Ладужского озера (Румянцев и др., 1993; Rumyantsev et al., 1995). В данной публикации представлена лишь краткая общая характеристика паразитофауны исследованных рыб. Подробно она будет рассмотрена нами в дальнейшем в специальной работе. Однако приходится учитывать, что определение некоторых систематических групп паразитов, главным образом инфузорий и трематод, полностью не завершено.

Ряпушка европейская (*Coregonus albula* L.) Ладужского озера имеет в составе паразитофауны 25 видов (табл. 1). Известно, что в Онежском озере у нее отмечены 24 вида (Пермяков, Румян-

цев, 1984). Ряпушка, исследованная в разных районах Ладужского озера, характеризуется определенными различиями паразитофауны. Так, в районе Сортавалы наблюдается более высокая зараженность инфузориями (*Apiosoma*, *Trichodina*) и некоторыми трематодами (*Diplostomum*). Зато в районе Усть-Обжанки чаще встречаются паразитические ракообразные. Инфузория *Capriniana piscium*, цестода *Proteocephalus exiguus* и трематоды *Diplostomum* и *Phyllodistomum conostomum* более широко распространены в Онежском озере. В то же время моногенея *Discocotyle sagittata* не менее редка в Ладужском озере. В целом паразитофауна ряпушки в обоих озерах имеет исключительно большое сходство.

Паразитофауна **рипыса (*Coregonus albula ladogensis* Pravdin)** – крупной формы ряпушки Ладужского озера – представлена 24 видами (табл. 2). Весьма характерно широкое распространение у него моногенеи *Discocotyle sagittata*, цестоды *Triaenophorus crassus*, а также трематод *Phyllodistomum conostomum*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Diplostomum*. Чаще встречаются нематоды *Raphidascaris acus*, *Cystidicola farionis* и скребень *Echinorhynchus salmonis*. Заражение большинством из них связано с питанием зообентосом. Рипус его потребляет больше, чем сама ряпушка. Рипус, исследованный в разных районах, имеет ряд отличий. Так, в районе Салми он сильнее заражен моногенией *Discocotyle sagittata*, трематодами *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus erraticus*, в районе Усть-Обжанки – рачком *Caligus lacustris* и нематодой *Raphidascaris acus*. В целом паразитофауна рипуса не отличается значительно от таковой непосредственно ряпушки. Если сравнивать рипуса Ладужского озера и кильца Онежского озера, то также бросается в глаза большое сходство их паразитофауны. Это вполне очевидно, поскольку эти крупные формы

Таблица 1. Паразитофауна ряпушки
Table 1. Parasite fauna of *Coregonus albula*

Вид паразита	Усть-Обжанка			Сортавала		
	Заражен- ность, %	Интенсивность		Заражен- ность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium salvelini</i>	7	+	+	—	—	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	27	+	+	20	+	+
<i>Henneguya zschokkei</i>	2*	+	+	7	+	+
<i>Capriniana piscium</i>	7	0,1	0,1	—	—	—
<i>Apiosoma piscicolum</i>	7	0,1	0,1	—	—	—
<i>Trichodina nigra</i>	7	0,2	0,2	—	—	—
<i>Tripartiella copiosa</i>	40	0,1–1,0	0,3	—	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	40	2–24	2,9	27	1	0,3
<i>Triaenophorus crassus</i>	27	1	0,3	7	1	0,1
<i>Eubothrium salvelini</i>	7	1	0,1	60	1–3	1,1
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	13	1	0,1	—	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	80	1–8	2,4	20	1–6	0,6
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	13	3–8	0,7	—	—	—
<i>Diplostomum pseudobaeri</i>	40	1–10	1,1	20	1–5	0,5
<i>D. spathaceum</i>	40	1–2	0,5	27	1–2	0,4
<i>D. helveticum</i>	+	+	+	7	1	0,1
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	+	+	13	1	0,1
<i>T. podicipina</i>	—	—	—	7	1	0,1
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	60	1–4	1,1	40	1–7	1,2
<i>Cystidicola farionis</i>	20	1–4	0,3	7	15	1,0
<i>Camallanus lacustris</i>	7	1	0,1	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i>	13	1–24	1,7	7	2	0,1
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	—	—	—	13	1–7	0,5
<i>Ergasilus sieboldi</i>	20	1–3	0,3	—	—	—
<i>Caligus lacustris</i>	47	1–6	1,3	—	—	—
Всего видов	23			15		
Вскрыто рыб, экз.	15			15		

*Зараженность рассчитана от 50 экз.

ряпушки, свойственные для того и другого озера, мало отличаются по своей биологии. Различие, пожалуй, лишь в том, что в Онежском озере килец сильнее заражен скребнем *Echinorhynchus salmonis*, цестодами *Cyathocephalus truncatus*, *Eubothrium salvelini* и *Proteocephalus exiguus*, а в Ладожском рипус — трематодами *Diplostomum* и рачком *Caligus lacustris*. Создается впечатление, что килец, в отличие от рипуса, более активно питается реликтовыми ракообразными.

Более высокая зараженность его цестодами, скорее всего, связана с аккумуляцией их в результате хищничества, т. е. питания ряпушкой и корюшкой. Рипус в общем уступает кильцу по размерам и, по-видимому, меньше хищничает. Хотя паразитофауна крупных форм ряпушки очень сходна с таковой сига, но все же отличается от него прежде всего менее высокой зараженностью паразитами, жизненный цикл которых протекает при участии реликтовых ракообразных (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*), а также паразитическими рачками рода *Salmincola*.

Паразитофауна корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) Ладожского озера (табл. 3) насчитывает 30 видов. Она весьма сходна с таковой Онежского озера. Виды паразитов, связанные с зоопланктоном, у нее встречаются нередко. Среди них цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis* и *P. tetraostomus*. Изредка встречается *Eubothrium salve-*

lini. Отмечены единичные находки плероцеркоидов широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*). Широко представлены виды паразитов, развитие которых протекает при участии зообентоса. Это трематоды *Diplostomum spathaceum*, *D. pseudobaeri*, *D. chromatophorum* и *Ichthyocotylurus erraticus*, нематоды *Raphidascaris acus*. В их числе имеются представители, промежуточными хозяевами которых являются реликтовые ракообразные (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, *Corynosoma semerme*, *C. strumosum*). Два последних вида скребней — это морские реликты (окончательный хозяин нерпа), характерные только для Ладожского озера, в других озерах Карелии и Кольского полуострова не встречаются. Корюшка относится к числу наиболее зараженных ими рыб.

В северной части водоема у нее реже встречаются простейшие и паразитические ракообразные. В районе Усть-Обжанки широко распространен рачок *Caligus lacustris* и наблюдается самая высокая зараженность цестодой *Triaenophorus nodulosus*. В районе Салми отмечены повышенные показатели зараженности инфузорией *Capriniana piscium* и скребнем *Corynosoma strumosum*.

Налим (*Lota lota* L.) Ладожского озера относится к числу рыб, имеющих наиболее богатую паразитофауну (табл. 4). Всего у него зарегистрировано 45 видов паразитов. Паразитофауна его

Таблица 2. Паразитофауна рипуса

Table 2. Parasite fauna of *Coregonus albula ladogensis*

Вид паразита	Усть-Обжанка			Салми (Карку)		
	Заражен- ность, %	Интенсивность		Заражен- ность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Eimeria</i> sp.	7	+	+	—	—	—
<i>Chloromyxum</i> sp.	7	+	+	7	+	+
<i>Henneguya zschokkei</i>	7	+	+	—	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	7	0,03	0,03	20	0,01–0,5	0,05
<i>Tripartiella copiosa</i>	7	0,03	0,03	—	—	—
<i>Dermocystidium</i> sp.	—	—	—	7	+	+
<i>Gyrodactylus lavareti</i>	—	—	—	7	1	0,1
<i>Discocotyle sagittata</i>	87	5–16	9,0	100	6–120	34,0
<i>Triaenophorus crassus</i>	33	1–10	1,1	27	1–2	0,3
<i>Eubothrium salvelini</i>	—	—	—	13	1	0,1
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	7	1	0,1	—	—	—
<i>D. ditremum</i>	—	—	—	13	1–2	0,2
<i>Proteocephalus exiguus</i>	33	1–5	0,7	40	1–6	1,3
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	20	1–5	0,5	27	1–4	0,5
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	33	1–3	0,6	53	1–27	5,7
<i>Diplostomum pseudobaeri</i>	13	1–11	0,8	73	1–20	5,0
<i>D. spathaceum</i>	27	2–10	1,1	93	1–30	9,6
<i>D. nordmanni</i>	27	1–4	0,7	33	1–7	1,0
<i>Cystidicola farionis</i>	7	3	0,2	7	2	0,1
<i>Camallanus lacustris</i>	—	—	—	7	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>	67	2–21	5,3	13	1–2	0,2
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	—	—	—	13	1	0,1
<i>Ergasilus sieboldi</i>	7	2	0,1	27	1–8	0,9
<i>Caligus lacustris</i>	73	1–11	4,2	—	—	—
Всего видов	18			20		
Вскрыто рыб, экз.	15			15		

Таблица 3. Паразитофауна корюшки

Table 3. Parasite fauna of *Osmerus eperlanus*

Вид паразита	Усть-Обжанка			Салми (Карку)			Сортавала		
	Заражен- ность, %	Интенсивность		Заражен- ность, %	Интенсивность		Заражен- ность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия		мин.—макс.	индекс обилия		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Eimeria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	7	+	+
<i>Glugea hertwigi</i>	6	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Pleistophora ladogensis</i>	19	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	6	0,05	0,05	40	0,03–1,0	0,1	—	—	—
<i>Trichodina pediculus</i>	—	—	—	7	0,05	0,05	—	—	—
<i>Tripartiella copiosa</i>	31	0,01–1,0	0,1	7	0,2	0,2	—	—	—
<i>Dermocystidium</i> sp.	—	—	—	7	+	+	—	—	—
<i>Gyrodactylus osmeri</i>	19	1–5	0,5	20	1–2	0,3	—	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	87	1–5	1,7	53	1–3	0,7	20	1–2	0,3
<i>Eubothrium salvelini</i>	—	—	—	—	—	—	13	1	0,1
<i>Diphyllobothrium latum</i>	6	1	0,1	6	1	0,1	—	—	—
<i>D. ditremum</i>	12	1	0,1	20	1	0,2	20	1–3	0,4
<i>Proteocephalus longicollis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. tetraostomus</i>	44	1–15	2,0	47	2–8	2,1	67	2–18	4,5
<i>Diplostomum pseudobaeri</i>	44	2–6	1,6	27	2–5	0,9	20	1–13	1,0
<i>D. spathaceum</i>	56	1–6	1,6	60	1–11	2,7	53	1–24	3,5
<i>D. chromatophorum</i>	19	1–3	0,3	7	3	0,2	7	3	0,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	—	—	—	—	—	—	7	2	0,1
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	19	4–7	1,1	47	1–12	1,7	—	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	—	13	1	0,1	—	—	—
<i>Cystidicola farionis</i>	6	1	0,1	7	1	0,1	20	1–2	0,3
<i>Camallanus truncatus</i>	6	1	0,1	—	—	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i>	12	1–2	0,2	7	2	0,1	13	1–2	0,2
<i>Corynosoma strumosum</i>	25	1–3	0,4	87	1–12	4,2	27	1–2	0,3
<i>C. semerme</i>	81	1–15	4,7	47	1–3	1,0	53	1–8	1,8
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	—	—	7	1	0,1	—	—	—
<i>E. salmonis</i>	25	2–3	0,6	33	1–2	0,5	27	1–2	0,4
<i>Unionidae</i> gen. sp.	—	—	—	—	—	—	7	15	1,0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	6	1	0,1	—	—	—	—	—	—
<i>Caligus lacustris</i>	44	1–6	0,9	—	—	—	—	—	—
Всего видов	21			20			15		
Вскрыто рыб, экз.	16			15			15		

Таблица 4. Паразитофауна налима

Table 4. Parasite fauna of *Lota lota*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.-макс.	индекс обилия
<i>Hexamita truttae</i>	13	+	+
<i>Eimeria</i> sp.	7	+	+
<i>Pleistophora ladogensis</i>	7	+	+
<i>Myxidium</i> sp.	7	+	+
<i>Sphaerospora cristata</i>	40	+	+
<i>Chloromyxum dubium</i>	67	+	+
<i>Ch. mucronatum</i>	60	+	+
<i>Ch. pseudomucronatum</i>	40	+	+
<i>Myxobolus lotae</i>	87	+	+
<i>Hemiofrys branchiarum</i>	7	+	+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	7	0,8	0,8
<i>Capriniana piscium</i>	7	5,0	5,0
<i>Apiosoma megamicronucleatum</i>	73	0,05–0,5	0,1
<i>Trichodina pediculus</i>	27	0,1–1,0	0,5
<i>Trichodinella lotae</i>	80	0,1–3,0	0,6
<i>Gyrodactylus lotae</i>	7	1	0,1
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	73	2–17	4,0
<i>Eubothrium rugosum</i>	100	1–36	12,0
<i>Diphyllbothrium latum</i>	100	7–182	36,0
<i>Azygia lucii</i>	7	10	0,7
<i>Diplostomum volvens</i>	60	2–64	10,0
<i>D. spathaceum</i>	100	6–129	42
<i>D. helveticum</i>	7	15	1,0
<i>Tylodelphys clavata</i>	7	4	0,3
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	7	1	0,1
<i>Capillaria tomentosa</i>	60	5–30	7,4
<i>Rhabdochona hellichi</i>	7	1	0,1
<i>Comephoronema oschmarini</i>	100	2–113	23,0
<i>Desmidocercella numidica</i>	13	5–8	6,0
<i>Camallanus lacustris</i>	47	1–4	1,3
<i>C. truncatus</i>	47	1–25	3,6
<i>Philometra</i> sp.	13	1–19	1,3
<i>Cucullanus truttae</i>	20	2–10	1,2
<i>Haplonema hamulatum</i>	100	12–198	53,0
<i>Raphidascaris acus</i> l.	87	1–22	7,3
<i>Corynosoma strumosum</i>	47	1–4	0,9
<i>C. semerme</i>	87	1–71	7,8
<i>Echinorhynchus borealis</i>	100	3–146	40,0
<i>E. salmonis</i>	47	1–8	1,3
<i>Acanthocephalus clavula</i>	7	3	0,2
<i>A. lucii</i>	20	1–4	0,6
<i>Cystobranchnus mammillatus</i>	7	1	0,1
<i>Caligus lacustris</i>	20	2–8	0,9
<i>Salmincola lotae</i>	100	1–14	5,5
<i>Argulus foliaceus</i>	7	1	0,1
Всего видов	45		
Вскрыто рыб, экз.	15		

в общем аспекте сходна с таковой Онежского озера. Значительное число видов является узко-специфичным. Фауна простейших представлена разнообразно и насчитывает 15 видов. Одинаково часто встречаются как представители инфузорий, так и миксоспоридий. Обращает на себя внимание высокая зараженность налима цестодами *Triaenophorus nodulosus*, *Eubothrium rugosum*, *Diphyllbothrium latum*. Зараженность плероцеркоидами последнего из них составляет 100% при средней интенсивности 36,0 экз.

В районе Сортавалы у двух вскрытых налимов обнаружены цестоды *Proteocephalus torulosus* и *Triaenophorus crassus*.

Паразитофауна ельца (*Leuciscus leuciscus* L.) Ладожского озера, исследованного в районе Усть-Обжанки, представлена 40 видами (табл. 5). Она, хотя и сходна с таковой Онежского озера, однако несколько превосходит ее по числу видов. Основные различия, пожалуй, состоят в том, что в Ладожском озере елец сильнее заражен трематодами рода *Diplostomum* и *Paracoenogonimus ovatus*. Характерны также находки у него моногенеи *Dactylogyrus yinweningae* — паразита, редкого в Карелии. В то же время зараженность его трематодой *Sphaerostomum bramae*, цестодой *Caryophyllaeus laticeps* и нематодой *Raphidascaris acus* выше в Онежском озере (Румянцев и др., 1984; Румянцев, 1996).

Таблица 5. Паразитофауна ельца
Table 5. Parasite fauna of *Leuciscus leuciscus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium rhodei</i>	60	+	+
<i>Myxidium</i> sp.	7	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	7	+	+
<i>Sphaerospora</i> sp.	7	+	+
<i>Chloromyxum cristatum</i>	7	+	+
<i>Ch. legeri</i>	7	+	+
<i>Ch. fluviatile</i>	7	+	+
<i>Myxobolus bramae</i>	13	+	+
<i>M. dispar</i>	13	+	+
<i>M. dogieli</i>	7	+	+
<i>M. ellipsoides</i>	7	+	+
<i>M. macrocapsularis</i>	47	+	+
<i>M. muelleri</i>	13	+	+
<i>M. muelleriformis</i>	20	+	+
<i>M. musculi</i>	53	+	+
<i>M. gigas</i>	7	+	+
<i>M. pseudodispar</i>	60	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.	13	0,1	0,1
<i>Trichodina</i> sp.	13	0,1	0,1
<i>Paratrichodina incisa</i>	7	+	+
<i>Dactylogyrus cordus</i>	80	2–16	7,0
<i>D. ramulosus</i>	7	6	0,4
<i>D. tuba</i>	60	1–10	2,5
<i>D. yinweningae</i>	7	1	0,1
<i>Gyrodactylus laevis</i>	20	1	0,2
<i>Paradiplozoon leucisci</i>	7	2	0,1
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	13	1–2	0,2
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	93	2–38	7,9
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	7	2	0,1
<i>Allocreadium isoporum</i>	13	2–1	0,9
<i>Diplostomum spathaceum</i>	100	2–120	30,0
<i>Tylodelphys clavata</i>	7	3	0,2
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	40	1–3	0,6
<i>Raphidascaris acus</i>	67	1–15	3,3
<i>Rhabdochona denudata</i>	13	1	0,1
<i>Capillaria tomentosa</i>	13	1	0,1
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	7	2	0,1
<i>Unionidae</i> gen. sp.	7	1	0,1
<i>Ergasilus briani</i>	13	1	0,1
<i>E. sieboldi</i>	7	2	0,1
Всего видов	40		
Вскрыто рыб, экз.	15		

В паразитофауне **уклеи** (*Alburnus alburnus* L.) Ладожского озера насчитывается 31 вид (табл. 6). В Онежском озере у нее отмечены 23 вида. Преобладают виды паразитов с прямым циклом (22 вида) – миксоспоридии, инфузории и моногенеи. Среди паразитов, имеющих сложный жизненный цикл, выделяются виды, связанные с зообентосом (8 видов). Отмечен только один вид, развитие которого протекает при участии планктонных рачков (*Proteocephalus torulosus*), и зараженность им низка. Судя по зараженности, создается впечатление, что уклея в Ладожском озере интенсивно потребляет бентосных беспозвоночных. Несмотря на большое сходство паразитофауны уклеи Онежского и Ладожского озер, все же в первом из них она сильнее инвазирована трематодой *Allocreadium isoporum*, но уступает по зараженности метацеркариями *Diplostomum*.

Первые сведения по паразитофауне **сырти** (*Vimba vimba* L.) Ладожского озера были получены А. Ф. Барышевой и О. Н. Бауером (1957). Нами она подробно исследована в южной части озера (район Усть-Обжанки). Это проходная рыба, которая питается личинками насекомых, моллюсками и молодью рыб. Онежское и Ладожское озера – северная граница ее распространения. К сожалению, в первом из них паразитофауна остается не изученной. Паразитофауна сырты Ладожского озера представлена 28 видами (табл. 7). У нее примерно поровну распределяются виды паразитов с прямым и сложным циклами развития. Среди последних выделяются трематоды рода *Diplostomum* и *Rhipidocotyle campanula*, нематода *Raphidascaris acus*. Бросается в глаза сравнительно высокая зараженность сырты цестодами, в частности *Ligula intestinalis*. Среди паразитов с прямым циклом чаще других встречаются

Таблица 6. Паразитофауна уклеи
Table 6. Parasite fauna of *Alburnus alburnus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Zschokkella nova</i>	20	+	+
<i>Sphaerospora poljanskii</i>	13	+	+
<i>Chloromyxum cristatum</i>	7	+	+
<i>Ch. legeri</i>	7	+	+
<i>Myxobolus brahamae</i>	20	+	+
<i>M. muelleri</i>	40	+	+
<i>M. musculi</i>	13	+	+
<i>M. pseudodispar</i>	7	+	+
<i>M. rutili</i>	7	+	+
<i>Apiosoma baueri</i>	7	0,03	0,03
<i>A. piscicolum</i>	7	0,02	0,02
<i>Trichodina rectangli</i>	7	0,03	0,03
<i>T. rostrata</i>	7	0,02	0,02
<i>Paratrichodina incisa</i>	7	0,01–0,1	0,05
<i>P. alburni</i>	7	0,05	0,05
<i>Dactylogyrus alatus</i>	20	1–5	0,4
<i>D. fraternus</i>	53	1–13	2,3
<i>D. minor</i>	100	1–14	3,1
<i>D. parvus</i>	80	1–10	2,0
<i>D. similis</i>	7	1	0,1
<i>Gyrodactylus carassii</i>	7	1	0,1
<i>Paradiplozoon alburni</i>	13	1–16	1,1
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	7	2	0,1
<i>Proteocephalus torulosus</i>	7	4	0,3
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	87	1–111	17,5
<i>Allocreadium isoporum</i>	40	1–5	0,7
<i>Diplostomum rutili</i>	80	1–16	2,5
<i>Ichthyocotylurus</i>			
<i>platycephalus</i>	20	1	0,2
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	33	1–7	0,2
<i>Raphidascaris acus</i>	33	1–6	1,2
<i>Rhabdochona denudata</i>	20	1–2	0,3
Всего видов	31		
Вскрыто рыб, экз.	15		

микоспоридии *Myxobolus pseudodispar*, *M. muelleri*, *M. brahamae*, *M. schulmani* и рачки *Ergasilus sieboldi*, *E. briani*, *Caligus lacustris*.

В паразитофауне чехони (*Pelecus cultratus* L.) Ладжского озера отмечено 20 видов (табл. 8). Преобладают виды со сложным циклом, среди которых наиболее часто встречается трематода *Diplostomum rutili*. Из паразитов с прямым циклом широко распространены микоспоридия *Myxobolus ladogensis* и моногенея *Dactylogyrus simplicimalleata*. В паразитофауне чехони имеется очень мало видов, узкоспецифичных для нее. Сравнительно небогатый видовой набор паразитов у нее, скорее всего, объясняется тем обстоятельством, что в Ладжском озере она обитает на северной границе своего ареала.

Пескарь обыкновенный (*Gobio gobio* L.) исследован нами в р. Видлице, впадающей в Ладжское озеро. В его паразитофауне отмечено 17 видов (табл. 9). Бросается в глаза сравнительно невысокая зараженность пескаря всеми видами паразитов. Преобладают паразиты с прямым циклом развития. Со сменой промежуточных хозяев развиваются всего 6 видов. Характерно наличие у пескаря нескольких узкоспецифичных видов (*Myxobilatus gobii*, *Sphaerospora gobionis*, *Gyrodactylus markakulensis*).

Голец обыкновенный (*Nemachilus barbatulus* L.), также исследованный в р. Видлице, имеет более разнообразную паразитофауну по сравнению с пескарем. У него насчитывается 25 видов паразитов (табл. 10). Чаше других встречаются *Myxidium barbatule*, *Gyrodactylus sedelnikowi*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Rhabdochona ergensi*, *Raphidascaris acus*. Отметим, что в Онежском озере у гольца было обнаружено всего 17 видов паразитов. При значительном сходстве паразитофауны гольца в том и другом водоеме все же нельзя не отметить одно существенное отличие – высокую зараженность его в Онежском озере трематодой *Apatemon cobitidis* (100%, средняя интенсивность 65,0 экз.), которая в Ладжском озере даже не была встречена. Хотя паразиты со сложным циклом развития (7 видов) значительно уступают таковым с прямым циклом, однако количественные показатели зараженности ими оказываются более высокими по сравнению с таковыми пескаря. Создается впечатление, что голец обыкновенный ведет более активный образ жизни и интенсивнее питается зообентосом.

Судак (*Stizostedion lucioperca* L.) широко распространен в южной части Ладжского озера и является одной из важных промысловых рыб. В пара-

Таблица 7. Паразитофауна сырты

Table 7. Parasite fauna of *Vimba vimba*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium</i> sp.	7	+	+
<i>Myxobolus brahamae</i>	27	+	+
<i>M. muelleri</i>	27	+	+
<i>M. pseudodispar</i>	40	+	+
<i>M. schulmani</i>	13	+	+
<i>M. oviformis</i>	7	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.	7	0,03	0,002
<i>Trichodina</i> sp.	7	0,05	0,003
<i>Dactylogyrus cornoides</i>	27	1–6	0,8
<i>D. cornu</i>	13	1–2	0,2
<i>D. distinguendus</i>	27	1–5	0,7
<i>D. fallax</i>	13	1	0,1
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	13	1	0,1
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	27	1–15	1,4
<i>Ligula intestinalis</i>	27	1	0,3
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	53	1–10	1,6
<i>Phyllodistomum</i> sp.	7	15	1,0
<i>Allocreadium isoporum</i>	7	1	0,1
<i>Sphaerostomum brahamae</i>	27	1–4	0,5
<i>Diplostomum</i> sp.	100	2–35	15,0
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	33	1–2	0,4
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	53	1–13	2,5
<i>Raphidascaris acus</i>	80	1–5	5,0
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	7	1	0,1
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	7	1	0,1
<i>Ergasilus briani</i>	13	2	0,3
<i>E. sieboldi</i>	40	1–10	1,2
<i>Caligus lacustris</i>	13	3–7	0,7
Всего видов	28		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 8. Паразитофауна чехони

Table 8. Parasite fauna of *Pelecus cultratus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	33	+	+
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	33	+	+
<i>Myxobolus ladogensis</i>	87	+	+
<i>Trichodina borokensis</i>	13	0,1	0,01
<i>Trichodinella subtilis</i>	7	0,03	0,03
<i>Paratrachodina incisa</i>	33	0,1–2,0	0,6
<i>Dactylogyrus simplicimalleata</i>	100	2–28	14,0
<i>Allocreadium isoporum</i>	13	1–2	0,2
<i>A. transversale</i>	13	1	0,1
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	13	1–3	0,3
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	7	1	0,1
<i>Diplostomum rutili</i>	93	1–17	4,2
<i>Camallanus truncatus</i>	7	1	0,1
<i>Capillaria tomentosa</i>	7	1	0,1
<i>Corynosoma semerme</i>	13	1–2	0,2
<i>C. strumosum</i>	13	1	0,1
<i>Unionidae</i> gen. sp.	7	16	1,1
<i>Ergasilus briani</i>	7	1	0,1
<i>E. sieboldi</i>	40	1–2	0,5
<i>Argulus foliaceus</i>	13	1–1	0,1
Всего видов	20		
Вскрыто рыб, экз.	15		

зитофауне его насчитывается 29 видов (табл. 11). Она очень сходна с таковой Онежского озера, где у него отмечено 30 видов (Румянцев и др., 1984; Румянцев, 1996). Среди эктопаразитов выделяются миксоспоридия *Myxobolus karelicus*, инфузории *Trichodina acuta* и *T. luciopercae*, моногенея

Ancyrocephalus paradoxus, рачок *Achtheres perscarum*. Фауна эндопаразитов отличается значительным разнообразием. Среди них чаще других встречаются трематоды *Phyllodistomum angulatum*, *Diplostomum paracaudum*, *Ichthyocotylurus variegatus*, нематоды *Camallanus truncatus*, скребни

Таблица 9. Паразитофауна пескаря

Table 9. Parasite fauna of *Gobio gobio*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.–макс.	индекс обилия
<i>Myxidium</i> sp.	13	+	+
<i>Sphaerospora gobionis</i>	27	+	+
<i>Myxobilatus gobii</i>	40	+	+
<i>Myxobolus subepithelialis</i>	20	+	+
<i>M. gobii</i>	60	+	+
<i>Myxobolus</i> sp.	20	+	+
<i>Epistylis lwoffii</i>	7	0,03	0,03
<i>Apiosoma gobionis</i>	7	0,03	0,03
<i>Trichodina intermedia</i>	7	0,03	0,02
<i>Tripartiella obtusa</i>	7	0,01	0,01
<i>Gyrodactylus markakulensis</i>	7	1	0,1
<i>Phyllodistomum</i> sp.	33	1–4	0,7
<i>Allocreadium isoporum</i>	47	2–16	2,7
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	7	1	0,1
<i>Diplostomum spathaceum</i>	7	1	0,1
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	7	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>	13	1–2	0,2
Всего видов	17		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 10. Паразитофауна гольца обыкновенного

Table 10. Parasite fauna of *Nemachilus barbatulus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.–макс.	индекс обилия
<i>Cryptobia varia</i>	7	+	+
<i>Eimeria</i> sp.	20	+	+
<i>Pleistophora macrospora</i>	7	+	+
<i>Myxidium barbatule</i>	67	+	+
<i>Sphaerospora</i> sp.	27	+	+
<i>Thelohanellus nemachili</i>	33	+	+
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	7	1	0,01
<i>Apiosoma poteriforme</i>	20	0,1–0,5	0,05
<i>A. piscicolum</i>	20	0,5–4,0	0,3
<i>Apiosoma</i> sp.	13	0,1–1,0	0,1
<i>Trichodina nemachili</i>	13	0,1–1,0	0,1
<i>Trichodina</i> sp.	7	0,1	0,01
<i>Paratrachodina incisa</i>	20	0,1–1,0	0,1
<i>Gyrodactylus barbatuli</i>	13	1–4	0,3
<i>G. nemachili</i>	13	1–4	0,3
<i>G. sedelnici</i>	47	1–10	1,1
<i>Phyllodistomum simile</i>	40	1–4	1,0
<i>Diplostomum pusillum</i>	13	1–3	0,3
<i>Diplostomum</i> sp.	40	1–7	1,4
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	73	1–9	2,4
<i>Rhabdochona ergensi</i>	67	2–18	5,0
<i>Capillaria tomentosa</i>	13	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>	100	1–10	6,0
<i>Acanthocephalus</i> sp.	7	1	0,1
<i>Unionidae</i> gen. sp.	7	1	0,1
Всего видов	25		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Corynosoma semerme и *C. strumosum*. Некоторые из них аккумулируются в результате хищничества. В отличие от судака Онежского озера, у него не отмечено ни одного вида цестод. Бросается в глаза также низкая зараженность судака трематодой *Phyllodistomum angulatum*. Если в Онежском озере зараженность этим паразитом составляла 93% при индексе обилия 112 экз., то в Ладожском – всего лишь 60% и 2,0. Показатели зараженности другими

видами трематод также оказываются более низкими. Для судака Ладожского озера характерно наличие скребней рода *Corynosoma*. Плероцеркоиды широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*) отсутствуют.

Ерш (*Gimnocephalus cernua* L.) в Ладожском озере, исследованный в районе Усть-Обжанки, относится к числу наиболее зараженных видов рыб. У него отмечен 31 вид паразитов (табл. 12). Среди

Таблица 11. Паразитофауна судака

Table 11. Parasite fauna of *Stizostedion lucioperca*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Eimeria percae</i>	53	+	+
<i>Sphaerospora pectinacea</i>	7	+	+
<i>Myxobolus karelicus</i>	60	+	+
<i>Henneguya creplini</i>	7	+	+
<i>Capriniana piscium</i>	20	0,05–0,5	0,1
<i>Apiosoma campanulatum</i>	13	0,02	0,02
<i>A. baueri</i>	7	1,0	1,0
<i>A. minimicronucleatum</i>	7	0,05	0,05
<i>Trichodina luciopercae</i>	47	0,01–0,5	0,1
<i>T. acuta</i>	53	0,01–0,5	0,1
<i>Trichodinella percarum</i>	20	0,05–0,4	0,1
<i>Dermocystidium percae</i>	13	+	+
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	87	1–16	5,1
<i>Bunodera luciopercae</i>	7	1	0,1
<i>Phyllodistomum angulatum</i>	60	1–9	2,0
<i>Azygia luci</i>	13	1	0,1
<i>Diplostomum volvens</i>	13	3–7	0,7
<i>D. paracaudum</i>	80	1–4	1,8
<i>Tylodelphys clavata</i>	7	1	0,1
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	60	1–17	3,3
<i>I. pileatus</i>	7	1	0,1
<i>Camallanus lacustris</i>	7	3	0,2
<i>C. truncatus</i>	93	2–27	9,1
<i>Raphidascaris acus</i> l.	20	1–2	0,3
<i>Corynosoma strumosum</i>	87	1–8	3,3
<i>C. semerme</i>	93	3–27	12,3
<i>Echinorhynchus borealis</i>	7	3	0,2
<i>Caligus lacustris</i>	7	1	0,1
<i>Achtheres percarum</i>	87	1–19	7,5
Всего видов	29		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 12. Паразитофауна ерша

Table 12. Parasite fauna of *Gimnocephalus cernua*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Glugea acerinae</i>	7	+	+
<i>Myxobolus magnus</i>	7	+	+
<i>Apiosoma campanulatum</i>	20	0,05–0,5	0,1
<i>A. baueri</i>	27	0,05	0,05
<i>Trichodina nigra</i>	40	0,1–1,0	0,5
<i>Paratrichodina incisa</i>	7	0,4	0,4
<i>Trichodinella percarum</i>	67	0,05–0,5	0,1
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	100	1–156	32,6
<i>D. hemiamphibothrium</i>	20	1–12	1,1
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	7	1	0,1
<i>Eubothrium rugosum</i>	13	2–3	0,3
<i>Diphyllbothrium latum</i>	47	1–6	1,3
<i>Proteocephalus cernuae</i>	27	1–5	0,6
<i>Bunodera luciopercae</i>	7	3	0,2
<i>Phyllodistomum folium</i>	7	2	0,1
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	13	1	0,1
<i>Diplostomum volvens</i>	100	3–155	63,7
<i>D. spathaceum</i>	100	1–8	3,4
<i>D. chromatophorum</i>	+	+	+
<i>Tylodelphys clavata</i>	7	1	0,1
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	33,3	1–14	1,5
<i>I. variegatus</i>	20	2–5	1,9
<i>I. pileatus</i>	53	1–14	2,3
<i>Camallanus truncatus</i>	20	1–2	0,3
<i>Raphidascaris acus</i>	67	1–29	8,1
<i>Corynosoma strumosum</i>	53	1–10	1,9
<i>C. semerme</i>	73	2–79	14,2
<i>Echinorhynchus borealis</i>	7	1	0,1
<i>E. salmonis</i>	7	1	0,1
<i>Colletopterum piscinale</i>	33	2–22	2,3
<i>Caligus lacustris</i>	7	1	0,1
Всего видов	31		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 13. Паразитофауна подкаменщика
Table 13. Parasite fauna of *Cottus gobio*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Glugea</i> sp.	13	+	+
<i>Myxobilatus fragilicaudus</i>	13	+	+
<i>Myxobolus</i> sp.	7	+	+
<i>Apiosoma cotti</i>	53	0,1–1,0	0,3
<i>Apiosoma</i> sp.	47	0,1–1,0	0,2
<i>Trichodina</i> sp. 1	33	0,1	0,1
<i>Trichodina</i> sp. 2	60	0,1–3,0	0,6
<i>Dermocystidium</i> sp.	13	+	+
<i>Gyrodactylus onegensis</i>	27	1–2	0,3
<i>Trienophorus nodulosus</i>	7	1	0,1
<i>Diphyllbothrium</i> sp.	7	1	0,1
<i>Schistocephalus solidus</i>	80	1–2	1,0
<i>Proteocephalus sagittus</i>	13	1	0,1
<i>Phyllodistomum simile</i>	13	1	0,1
<i>Plagioporus angusticollis</i>	13	1–4	0,3
<i>Diplostomum volvens</i>	100	1–34	8,5
<i>D. gobiorum</i>	73	1–13	2,5
<i>Apatemon gobitidis</i>	87	1–49	9,1
<i>Camallanus lacustris</i>	7	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>	73	1–54	7,5
<i>Neoechinorhynchus</i> sp.	7	1	0,1
<i>Echinorhynchus borealis</i>	7	3	0,2
<i>Unionidae</i> gen. sp.	7	1	0,1
Всего видов	23		
Вскрыто рыб, экз.	15		

них наиболее широко представлены такие виды, как *Trichodinella percarum*, *Dactylogyrus amphibothrium*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Diplostomum spathaceum*, *D. volvens*, *Raphidascaris acus*, *Corynosoma semerme*, *C. strumosum*. Нередко встречается и цестода *Diphyllbothrium latum*, зараженность которой составляет 47% при интенсивности 1–6 экз. Если сравнивать ерша из Ладожского и Онежского озер, то существенных различий в паразитофауне его не наблюдается, за исключением, пожалуй, более высокой зараженности его в Онежском озере трематодами *Diplostomum volvens*, *Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus pileatus* и *Ich. variegatus* и наличия, как известно, скребней рода *Corynosoma* в Ладожском озере.

В паразитофауне подкаменщика (*Cottus gobio* L.), состоящей из 23 видов (табл. 13), преобладают *Apiosoma cotti*, *Schistocephalus solidus*, *Apatemon cobitidis*, *Diplostomum gobiorum*, *D. volvens*. Характерно наличие ряда узкоспецифичных видов, в том числе моногенои *Gyrodactylus onegensis*. Существенных различий в фауне паразитов у онежского и ладожского подкаменщиков не наблюдается.

Паразитофауна колюшки девятиглай (*Pungitius pungitius* L.) насчитывает 23 вида и характеризуется значительным своеобразием (табл. 14). Выделяются несколько узкоспецифичных видов (*Glugea anomala*, *Myxobilatus medius*, *Henneguya pungitii*, *Gyrodactylus rarus*, *G. pungitii* и др.). К числу широко распространенных видов относятся *Apiosoma gasterostei*, *A. amoebae*, *Trichodina domerguei*, *T. tenuidens*, *G. rarus*. Паразитофауна колюшки девятиглай из Ладожского

озера не отличается существенно от таковой Онежского озера за исключением, быть может, более высокой зараженности в последнем трематодами *Diplostomum spathaceum*, *D. pungitii*, цестодами *Schistocephalus pungitii*, *Sch. solidus*. В то же время зараженность инфузориями была выше в Ладожском озере.

Паразитофауна колюшки трехглай (*Gasterosteus aculeatus* L.) представлена 18 видами (табл. 15). Среди специфичных паразитов ее выделяются *Gyrodactylus arcuatus*, *G. branchicus*, *Diphyllbothrium vogeli*, *Proteocephalus filicollis*. Видовой состав и зараженность простейшими не отличаются от таковых девятиглай колюшки. Ладожская трехглай колюшка, по сравнению с онежской, характеризуется менее высокими показателями зараженности *Gyrodactylus arcuatus*, *G. pungitii*, *Diplostomum spathaceum*, *D. pungitii*.

В заключение отметим, что хотя изучение фауны паразитов рыб Ладожского озера еще не завершено, однако уже сейчас можно сделать некоторые общие выводы. Не вызывает сомнения, что Ладожское озеро имеет самый разнообразный видовой состав паразитов. Так, если в Онежском озере эта цифра достигает 300 видов, то в Ладожском озере она превышает ее. Причин столь большого разнообразия фауны несколько. Во-первых, сказываются очень крупные размеры водоема, которые создают необходимые предпосылки для образования в нем многих экологических ниш и существования различных организмов. Так, в Ладожском озере обитает 48 видов рыб, тогда как в Онежском их 34 (Жадин, Герд, 1961).

Таблица 14. Паразитофауна колюшки девятиглой

Table 14. Parasite fauna of *Pungitius pungitius*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Glugea anomala</i>	13	+	+
<i>Sphaerospora elegans</i>	20	+	+
<i>Chloromyxum</i> sp.	13	+	+
<i>Myxobilatus medius</i>	20	+	+
<i>Myxobolus</i> sp.	13	+	+
<i>Henneguya pungitii</i>	20	+	+
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	7	0,01	0,01
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	7	0,01	0,01
<i>Apiosoma gasterostei</i>	100	0,01–2,0	0,5
<i>A. amoebae</i>	100	0,1–30,0	3,5
<i>Apiosoma</i> sp.	40	0,01–1,0	0,5
<i>Trichodina domerguei</i>			
<i>domerguei</i>	87	0,01–0,5	0,2
<i>T. tenuidens</i>	47	0,01–2,0	0,5
<i>Gyrodactylus rarus</i>	80	1–63	7,0
<i>G. arcuatus</i>	7	4	0,3
<i>G. pungitii</i>	20	1–3	0,4
<i>Schistocephalus pungitii</i>	7	1	0,1
<i>Proteocephalus</i> sp.	7	1	0,1
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	7	3	0,2
<i>Diplostomum spathaceum</i>	47	1–6	1,3
<i>Tylocephalus clavata</i>	7	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>	13	1–2	0,2
<i>Argulus foliaceus</i>	7	1	0,1
Всего видов	23		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 15. Паразитофауна колюшки трехглой

Table 15. Parasite fauna of *Gasterosteus aculeatus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Glugea anomala</i>	7	+	+
<i>Sphaerospora elegans</i>	40	+	+
<i>Chloromyxum</i> sp.	20	+	+
<i>Myxobilatus gasterostei</i>	20	+	+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	13	0,2	0,01
<i>Apiosoma gasterostei</i>	80	0,1–1,0	0,02
<i>A. amoebae</i>	87	0,1–10,0	0,1
<i>Trichodina domerguei</i>			
<i>domerguei</i>	73	0,1–1,0	0,03
<i>T. tenuidens</i>	33	0,1–0,5	0,01
<i>Gyrodactylus arcuatus</i>	47	1–43	5,0
<i>G. branchicus</i>	13	1–3	0,3
<i>Diphylllobothrium vogeli</i>	67	1–3	1,4
<i>Schistocephalus solidus</i>	20	1	0,2
<i>Proteocephalus filicollis</i>	7	1	0,1
<i>Diplostomum pungitii</i>	7	1	0,1
<i>D. spathaceum</i>	67	1–9	2,6
<i>Corynosoma semerme</i>	7	2	0,1
<i>Argulus foliaceus</i>	20	1	0,2
Всего видов	18		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Помимо размеров водоема большое значение имеет и его зоогеографическое расположение (на стыке двух подобластей – Циркумполярной и Средиземноморской). В него проникли многие представители как южной, так и северной фауны паразитов рыб. Существовавшие некогда связи Ладожского озера с Балтийским морем обусловили наличие в нем морских реликтов (*Corynosoma*). Появление некоторых представителей фауны в Ладож-

ском озере может быть непосредственно связано с человеческой деятельностью, например, с перевозками рыб, рыборазведением и другими факторами.

Отмечена определенная тенденция нарастания зараженности рыб некоторыми видами паразитов за многолетний период (инфузории *Apiosoma* и *Trichodina*, трематоды *Diplostomum*, рачки *Ergasilus*). Эти изменения в общем отражают

зависимость, известную для других озер и связанную с их эвтрофикацией. В то же время в ряде случаев наблюдается снижение инвазированности рыб паразитами. В частности, это касается широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*). В тех акваториях, которые испытывают химическое загрязнение стоками промышленных предприятий, также происходит определенное уменьшение зараженности рыб паразитами. В первую очередь это относится к эктопаразитам (*Apiosoma*, *Trichodina* и др.).

Эпизоотическое состояние Ладожского озера, по крайней мере, в юго-восточной его части, где ведутся наблюдения в течение многих лет, является благополучным, и каких-либо инвазионных заболеваний рыб не обнаружено. Сведения некоторых авторов (Перевозников, Богданова, 1996) о наличии инвазионных заболеваний ладожских рыб (ахтероз, дискотилез) в зонах с химическим загрязнением и неблагоприятном эпизоотическом состоянии Ладожского озера вызывают недоумение. Если авторы имеют в виду токсикозы, то это

уже другой вопрос, не имеющий отношения к паразитам рыб. Не выдерживает критики и другое недавнее сообщение (Богданова, 1999) о том, что в Ладожском озере фауна паразитов рыб к началу 1990-х гг., по сравнению с послевоенным периодом, сократилась более чем в 3,5 раза и из нее выпало около 100 видов. Наши исследования в районе Усть-Обжанки (кстати, этот район также испытывает значительное загрязнение вследствие наличия течения воды вдоль восточного берега в направлении с юга на север) свидетельствуют о том, что ни один вид паразитов в озере не исчез. Более того, в результате хозяйственной деятельности произошло обогащение фауны паразитов за счет ряда вселенцев, о чем уже говорилось. В целом Ладожское озеро, несмотря на развитие процессов эвтрофикации в литоральной зоне, сохраняет черты крупного олиготрофного водоема. При этом имеющиеся гидробиологические отличия между литоральными и пелагическими водами находят свое отражение на фауне паразитов рыб.

ЛИТЕРАТУРА

Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.

Богданова Е. А. Современное эпизоотическое состояние внутренних водоемов Европейского Севера // Материалы 2-й междунар. конф. «Биол. ресурсы Белого моря и внутр. вод. Европ. Сев.». Петрозаводск, 1999. С. 24–26.

Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961. 600 с.

Перевозников М. А., Богданова Е. А. Многофакторное заражение Ладожского озера и его эпизоотическое состояние // Тез. докл. междунар. конф. «Крупные озера Европы – Ладожское и Онежское». Петрозаводск, 1996. С. 61–62.

Пермяков Е. В., Румянцев Е. А. Паразитофауна лососевых (*Salmonidae*) и сиговых (*Coregonidae*) рыб Онежского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 216. С. 112–116.

Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.

Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее

многолетние изменения // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышение его рыбопродуктивности. Вып. 216. Л., 1984. С. 117–133.

Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Паразитофауна некоторых рыб Ладожского озера // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск, 1993. С. 98–106.

Слепухина Т. Д., Барбашова М. А., Расплетина Г. Ф. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса в различных зонах Ладожского озера // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 249–255.

Drabkova V. G., Rumyantsev V. A., Sergeeva L. V., Slepukhina T. D. Ecological problems of Lake Ladoga: causes and ways of solution // Abstr. First. Intern. Lake Ladoga Sympos. Joensuu, 1995. P. 11.

Jaaskelainen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See // Ann. Ac. Fenn. Ser. A. 14 (3). P. 1–55.

Rumyantsev E. A., Iyeshko E. P., Shulman B. S. Fish parasite fauna of Lake Ladoga // Abstr. First. Intern. Lake Ladoga Sympos. Joensuu, 1995. P. 193–201.

FISH PARASITE FAUNA OF LAKE LADOGA

E. A. Rumyantsev, B. S. Shulman, E. P. Iyeshko

Key words: parasite fauna, fish, Ladoga, infection.

SUMMARY

Fish parasite fauna was studied in Lake Ladoga, the biggest lake in Europe. Data on the species composition of the parasites and the degree of fishes infection were obtained. More than 300 parasite species were recorded. The general species composition of parasites has remained the same. The main pelagic water area of Lake Ladoga appears to conserve the state typical for large oligotrophic basin.

ПАРАЗИТЫ РЫБ ОЗЕРА ТОЛВОЯРВИ

Е. А. РУМЯНЦЕВ, Б. С. ШУЛЬМАН

Исследованы паразиты рыб Толвоярви — водоема, расположенного в 50 км к северо-западу от г. Суоярви. Обнаружено более 80 видов паразитов. Судя по паразитологическим данным, этот водоем относится к мезотрофному классу и не испытывает сколько-нибудь значительного влияния процессов дистрофикации и загрязнения.

Озеро Толвоярви расположено в западной части Карелии, в 50 км к северо-западу от г. Суоярви, у южных отрогов Западно-Карельской возвышенности. Относится к бассейну Ладожского озера. Сток вод направлен на территорию Финляндии через систему р. Вуоксы.

Площадь озера 7,6 км², наибольшая длина 5,8 км, ширина 2,0 км. Высота над уровнем моря 174 м. Котловина озера неглубокая, средняя глубина 3,5 м. Берега озера возвышенные, каменистые, покрытые сосновым лесом, имеются сенокосные и пахотные угодья. В летний период наблюдается гомотермия, с температурой не менее 14 °С. Высшая водная растительность хорошо развита. Биомасса зоопланктона составляет в среднем по озеру 1,68 г/м³. Зообентос сравнительно богат, средняя биомасса его в 1950-х гг. была равна 1,64 г/м², в 1990-х гг. — 2,35 г/м². По численности (1232 экз./м²) преобладают хирономиды (79%), эфемера (8%), олигохеты (5%), пизидиум (3,6%). В зарослевой литорали обычны водяной ослик и личинки насекомых, в ихтиофауне — плотва, окунь, щука, язь, лещ, ряпушка. Последняя отличается крупными размерами, достигая веса 100–170 г (Мельянцева, 1959; Носатова, 1966; Ryabinkin et al., 1994; Первозванский и др., 1998). Цель настоящего исследования — изучение биоразнообразия и санитарно-эпизоотического состояния Толвоярви как самого крупного водоема, находящегося на создаваемой здесь охраняемой природной территории.

Исследование рыб проводилось методом полного паразитологического вскрытия в летний период 1993 г. Обследовано 55 экз. рыб, относящихся к 5 видам.

Плотва (*Rutilus rutilus*) — наиболее многочисленная рыба в озере. В составе ее пищи встречаются личинки ручейников, поденок, хирономид, зоопланктон, водные растения. Плотва имеет в составе паразитофауны 37 видов (табл. 1). Для нее характерен сравнительно высокий процент заражения моногенными *Dactylogyrus*, трематодой *Allocreadium isoporum* и нематодой *Raphidascaris acus*. Наблюдается также большое разнообразие миксоспоридий. Зараженность плотвы кишечными видами (*A. isoporum*) свидетельствует о наличии в рационе ее питания

личинки насекомых — поденок и ручейников. Она потребляет также и водяных осликов, о чем можно судить по наличию в кишечнике скребней *Neoechinorhynchus rutili*, *Acanthocephalus angullae* и *A. lucii*. Активно инвазирующие виды трематод (*Diplostomum spathaceum*) встречаются не столь часто. Более широко распространены у плотвы паразитические рачки *Ergasilus briani* и *E. sieboldi*. По-видимому, плотва держится по всей акватории водоема и не приурочена только к местам, заросшим водной растительностью.

Несмотря на наличие у плотвы многих видов паразитов, большинство из них встречались в незначительных количествах. По характеру паразитофауны плотва Толвоярви больше тяготеет к таковой мезотрофных озер Южной Карелии (Румянцев, 1996). От плотвы Ладожского озера она отличается тем, что из состава ее паразитофауны выпадает ряд сравнительно теплолюбивых южных видов (*Chloromyxum cristatum*, *Ch. legeri*, *Sphaerostomum bramae*, *Holostephanus dubinini*).

Паразитофауна другого представителя карповых рыб — **язя (*Leuciscus idus*)** изучена недостаточно (вскрыто всего 5 экз.). У него отмечено 19 видов паразитов (табл. 2). По набору паразитов с широкой специфичностью язь имеет большое сходство с плотвой. Однако зараженность его цестодами *Proteocephalus torulosus*, нематодами *Capillaria tomentosa*, скребнями *Acanthocephalus lucii* и *Neoechinorhynchus rutili* выше, чем у плотвы. Он в большей мере потребляет зообентос, а именно крупные формы его — водяных осликов. Питается он и молодью (личинками) рыб. В то же время хирономиды и олигохеты не играют значительной роли в его питании. Из состава паразитофауны язя выпадает ряд видов, имеющих южное происхождение, а также те, которые в своем развитии связаны с комплексом реликтовых ракообразных.

Окунь (*Perca fluviatilis*) распространен в озере повсеместно. В паразитофауне его насчитывается 25 видов (табл. 3). По числу видов паразитов окунь Толвоярви уступает таковому Онежского и Ладожского озер, Пяозера, Сямозера и ряда других озер. Среди основных систематических

Таблица 1. Паразитофауна плотвы

Table 1. Parasite fauna of *Rutilus rutilus*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Saprolegnia</i> sp.	7	+	+
<i>Myxidium rhodei</i>	100	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	20	+	+
<i>Sphaerospora</i> sp.	13	+	+
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	20	+	+
<i>Ch. legeri</i>	7	+	+
<i>Ch. cristatum</i>	27	+	+
<i>Myxobolus muelleri</i>	60	+	+
<i>M. musculi</i>	7	+	+
<i>M. cyprini</i>	7	+	+
<i>M. dispar</i>	47	+	+
<i>M. pseudodispar</i>	100	+	+
<i>Epistylis lwoffii</i>	7	0,05	0,003
<i>Apiosoma carpelli</i>	13	0,01–0,02	0,002
<i>A. baueri</i>	7	0,02	0,001
<i>Dactylogyrus crucifer</i>	100	10–158	46,3
<i>D. microcantus</i>	7	4	0,3
<i>D. nanus</i>	80	2–28	7,2
<i>D. erhardovae</i>	20	2–4	0,6
<i>D. caballeri</i>	20	2–3	0,5
<i>Paradiplozoon homoion</i>	13	1–2	0,2
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	7	1	0,1
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	20	1–2	0,3
<i>Allocreadium isoporum</i>	80	1–156	13,7
<i>Diplostomum spathaceum</i>	47	2–9	3,5
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	27	1	0,3
<i>Capillaria tomentosa</i>	7	1	0,1
<i>Desmiodocerca numidica</i>	13	1	0,1
<i>Philometra rischta</i>	7	1	0,1
<i>Raphidascaris acus</i> l.	93	1–35	6,7
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	13	1	0,1
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	27	1–4	0,5
<i>A. lucii</i>	7	2	0,1
<i>Unionidae</i> gen. sp.	13	1	0,1
<i>Ergasilus briani</i>	60	1–61	14,1
<i>E. sieboldi</i>	13	1	0,1
<i>Argulus foliaceus</i>	7	1	0,1
Всего видов	37		
Вскрыто рыб, экз.	15		

Таблица 2. Паразитофауна язя

Table 2. Parasite fauna of *Leuciscus idus*

Вид паразита	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium rhodei</i>	2	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	4	+	+
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	3	+	+
<i>Myxobolus muelleri</i>	3	+	+
<i>M. musculi</i>	1	+	+
<i>M. pseudodispar</i>	2	+	+
<i>Dactylogyrus tuba</i>	1	2	0,4
<i>Gyrodactylus prostrae</i>	1	1	0,2
<i>Paradiplozoon megan</i>	1	1	0,2
<i>Proteocephalus torulosus</i>	4	1–4	2,0
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	1	3	0,5
<i>Allocreadium isoporum</i>	5	3–54	15,6
<i>Diplostomum rutili</i>	1	2	0,4
<i>Capillaria tomentosa</i>	3	2–4	1,6
<i>Raphidascaris acus</i> l.	5	2–4	3,2
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2	1–9	2,0
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	5	1–18	7,4
<i>Ergasilus briani</i>	1	3	0,6
<i>E. sieboldi</i>	5	1–6	2,6
Всего видов	19		
Вскрыто рыб, экз.	5		

Таблица 3. Паразитофауна окуня
Table 3. Parasite fauna of *Perca fluviatilis*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Saprolegnia</i> sp.	7	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	20	+	+
<i>Henneguya creplini</i>	33	+	+
<i>Epistylis lwoffi</i>	7	0,1	0,01
<i>Apiosoma campanulatum</i>	73	0,03–1,0	0,01
<i>A. constrictum</i>	33	0,05–0,5	0,01
<i>A. baueri</i>	73	0,05–5,0	0,04
<i>A. minimicronucleatum</i>	13	0,05–1,0	0,03
<i>Trichodina percae</i>	13	0,05	0,003
<i>T. urinaria</i>	40	0,05	0,05
<i>T. acuta</i>	53	0,03–0,5	0,01
<i>Trichodinella percarum</i>	7	0,05	0,003
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	53	1–7	1,4
<i>Diphyllbothrium latum</i>	7	1	0,1
<i>Proteocephalus percae</i>	33	1–14	1,8
<i>Bunodera luciopercae</i>	7	3	0,2
<i>Azygia lucii</i>	7	1	0,1
<i>Diplostomum volvens</i>	60	1–4	2,5
<i>D. spathaceum</i>	7	2	0,1
<i>Tylodelphys clavata</i>	80	1–11	4,0
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	93	2–61	25,5
<i>Camallanus lacustris</i>	33	1–6	1,1
<i>Acanthocephalus lucii</i>	93	1–20	6,0
<i>Actinoterebra percarum</i>	67	1–5	1,3
<i>Argulus foliaceus</i>	13	1–2	0,2
Всего видов	25		
Вскрыто рыб, экз	15		

групп наиболее разнообразно представлены простейшие и трематоды. Однако интенсивность заражения большинством из этих видов сравнительно невелика. Наличие у него скребней *Acanthocephalus lucii* свидетельствует о питании его водяными осликами. Мелкий окунь потребляет зоопланктон, в частности, веслоногих раков, что приводит к заражению его цестодами *Triaenophorus nodulosus* и *Proteocephalus percae*, нематодой *Camallanus lacustris*. Нельзя сказать, что активно инвазирующие виды трематод родов *Diplostomum* и *Tylodelphys* представлены широко. Паразиты, связанные в развитии с двусторчатыми моллюсками (*Rhipidocotyle campanula*, *Glochidium*), вообще не обнаружены.

Обращает на себя внимание факт находки у окуня плероцеркоидов широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*). Он был обнаружен всего единственный раз (1 экз.). В настоящее время по берегам озера нет постоянных населенных пунктов, другими словами, отсутствует окончательный хозяин паразита – человек. Можно предположить, что очаг дифиллоботриоза здесь не может поддерживаться стабильно и находится в стадии затухания. К тому же у щуки *D. latum* не был обнаружен.

Фауна паразитов окуня Толвоярви обеднена за счет выпадения ряда южных видов (*Ancyrocephalus percae*, *Camallanus truncatus*, *Acanthocephalus clavula*), а также тех, которые связаны в жизненном цикле с реликтовыми раками. Все выявленные у окуня паразиты встречались в количествах, не представляющих для него опасности.

Щука (*Esox lucius*) вскрыта в количестве 5 экз., что позволило выявить лишь наиболее распространенные виды паразитов. Их оказалось 13 (табл. 4). Паразитофауна щуки, очевидно, обеднена, поскольку спектр ее питания не отличается большим разнообразием. В рационе питания преобладают окунь и плотва. У щуки не удалось обнаружить плероцеркоидов *Diphyllbothrium latum*. Возможно, при большем числе вскрытых рыб они и были бы найдены. Однако все равно можно утверждать, что данный паразит не имеет широкого распространения в водоеме.

Ряпушка (*Coregonus albula*) – единственный представитель сиговых рыб в Толвоярви. Лососевые отсутствуют полностью. В паразитофауне ряпушки насчитывается всего 9 видов (табл. 5), тогда как в Ладожском озере у нее отмечено 25 видов паразитов (см. ст. Румянцев и др. в наст. издании), в Онежском – 23 (Румянцев, 1996). В отличие от ряпушки Ладожского озера в Толвоярви у нее выпадают полностью виды паразитов, связанные в жизненном цикле с реликтовыми ракообразными (*Echinorhynchus salmonis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis*). Нет также *Discocotyle sagittata* и *Triaenophorus crassus*. От ряпушки озер Куйто бассейна р. Кеми (Румянцев, 1996) она отличается помимо уже перечисленных черт отсутствием нематоды *Philonema sibirica*.

Для ряпушки Толвоярви характерна сравнительно высокая зараженность паразитическим

Таблица 4. Паразитофауна щуки

Table 4. Parasite fauna of *Esox lucius*

Вид паразита	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Myxidium lieberkuehni</i>	5	+	+
<i>Chloromyxum esocinum</i>	2	+	+
<i>Myxosoma anurum</i>	2	+	+
<i>Apiosoma esocinum</i>	1	+	+
<i>Trichodinella epizootica</i>	1	0,03	0,03
<i>Tetraonchus monenteron</i>	4	14–216	65,6
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	5	4–73	22,6
<i>Diplostomum spathaceum</i>	1	1	0,2
<i>Camallanus lacustris</i>	2	1	0,4
<i>Raphidascaris acus</i>	3	1–8	2,0
<i>Acanthocephalus lucii</i>	4	1–15	5,0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	4	2–5	3,0
<i>Argulus foliaceus</i>	1	1	0,2
Всего видов	13		
Вскрыто рыб, экз.	5		

Таблица 5. Паразитофауна ряпушки

Table 5. Parasite fauna of *Coregonus albula*

Вид паразита	Зараженность, %	Интенсивность	
		мин.—макс.	индекс обилия
<i>Chloromyxum</i> sp.	7	+	+
<i>Henneguya zschokkei</i>	7	+	+
<i>Capriniana piscium</i>	7	0,1–2,0	0,2
<i>Proteocephalus exiguus</i>	100	1–181	21,9
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	67	1–8	2,3
<i>Diplostomum spathaceum</i>	47	1–5	1,0
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	20	1–2	0,3
<i>Ergasilus sieboldi</i>	100	1–193	56,0
<i>Argulus foliaceus</i>	7	1	0,1
Всего видов	9		
Вскрыто рыб, экз.	15		

рачком *Ergasilus sieboldi*, составляющая 100% при индексе обилия 56 экз. Интересно отметить, что щука в этом водоеме, которая является основным хозяином рачка *E. sieboldi*, заражена им слабо (индекс обилия 3 экз.). В литературе известны случаи высокого заражения сиговых рыб этим паразитом (Абросов, Бауер, 1959). Обычно оно происходит при условии большой численности хозяев в водоеме. В Толвоярви действительно численность ряпушки достаточно высока. Но заметная интенсивность заражения ее паразитическим рачком объясняется не только этим обстоятельством. Это сравнительно мелководный водоем с выраженной летней гомотермией и отсутствием гипolimниона. В результате ряпушка летом постоянно вынуждена находиться в прогретых водных слоях, где и обитают свободноживущие стадии эргасилид. При высокой численности всех хозяев и пространственном контакте их с инвазионным началом создаются благоприятные условия для заражения ряпушки рачками *Ergasilus sieboldi*. К тому же, заражению способствует тот факт, что ряпушка, по сравнению со щукой, ведет более активный (подвижный) образ жизни.

Анализ паразитологических данных позволяет рассматривать Толвоярви как мезотрофный водоем с признаками незначительной дистрофикации. Фауна паразитов рыб его, хотя и сравнительно разнообразна (более 80 видов), но значительно уступает таковой крупных олиготрофных озер (Румянцев, 1996). В Толвоярви отсутствует ряд теплолюбивых видов южного происхождения. Выпадает полностью арктический пресноводный комплекс, связанный с реликтовыми раками. Последних в водоеме просто нет. Толвоярви, хотя и относится к бассейну Ладожского озера, но отдален от него, находясь на южных границах Западно-Карельской возвышенности, служащей водоразделом Балтийского и Белого морей. Последняя трансгрессия, охватывающая Ладожское озеро, не достигала района Толвоярви. Именно этим объясняется обеднение в нем фауны. Наконец, водораздельное расположение Толвоярви и слабое антропогенное воздействие на него вызвали некоторое замедление процессов его эвтрофикации и дистрофикации, что отразилось на типологии водоема и характере фауны паразитов рыб. Все это позволяет рассматривать Толвоярви в качестве естественного эталона природных ландшафтов, заслуживающих изучения и охраны.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н., Бауер О. Н. Эргазилос пеляди в озерах Псковской области // Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С. 213–216.
- Мельянцева В. Г. Озеро Толвоярви // Озера Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 402–405.
- Носатова Г. М. Ихтиофауна озер Толвоярвской группы // Тез. докл. 6-й сессии Учен. совета по пробл. «Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоем. Карелии». Петрозаводск, 1966. С. 49–50.
- Первозванский В. Я., Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Современное состояние ихтиофауны некоторых водоемов бассейна Ладожского озера // Пробл. лососевых на Европ. Севере. Петрозаводск, 1998. С. 157–164.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 120 с.
- Ryabinkin A. V., Freindling A. V., Lozovic P. A. et al. The structure and biodiversity of water ecosystem in lake Tolvojärvi (Russia). Kar. biospherer res. studies. 1994. UNESCO MAB. North Karelian. P. 235–243.

FISH PARASITES OF LAKE TOLVOYARVI

E. A. Rumyantsev, B. S. Shulman

Key words: parasite fauna, fish, Tolvojärvi.

SUMMARY

In 1993 the fauna of fish parasites in Lake Tolvojärvi (50 km to the north-west from Suoyärvi) was studied. More than 80 parasite species were recorded. The results of parasitological research signified that the reservoir belong to the mesotrophic group and does not considerably affected by the processes of dystrophication and anthropogenic pollution.

РАЗНООБРАЗИЕ ПАЗАРИТОВ ГОЛЬЦА УСАТОГО (*NEMACHILUS BARBATULUS* L.) И БЫЧКА-ПОДКАМЕНЩИКА (*COTTUS GOBIO* L.) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ ЭКОСИСТЕМЕ РЕКИ ЛОСОСИНКИ

Н. В. ЕВСЕЕВА

Представлены предварительные результаты ихтиопаразитологического обследования р. Лососинки, испытывающей в нижнем течении комплексное антропогенное воздействие. Изучена паразитофауна двух массовых видов рыб — гольца усатого и бычка-подкаменщика. Список паразитов первого содержит 26 видов, второго — 17. В обоих случаях простейшие составляют более половины всех видов. Проведен сравнительный анализ общности фаун паразитов исследованных рыб из разных по антропогенной нагрузке мест обитания. Проявлением влияния загрязняющих веществ могут рассматриваться изменения в составе фауны, численности отдельных видов, наличие патогенных, неспецифичных и внесенных видов паразитов.

В настоящее время в Республике Карелия осуществляется долговременный экологический мониторинг состояния водной среды. На основании комплексных исследований проводится анализ изменений водных экосистем под действием природных и антропогенных факторов. Среди многих направлений регионального экологического мониторинга большое место занимает контроль степени загрязнения вод по биологическим показателям, включающим определение видового разнообразия, биомассы и численности гидробионтов различных трофических уровней (Современное состояние..., 1998). К сожалению, в исследованиях этого направления совершенно не использованы паразитологические данные, которые могли бы существенно дополнить представление о происходящих изменениях в водных экосистемах. Паразитические организмы в силу своей специфики (испытывать на себе влияние внешней среды и организма хозяина) являются более показательным объектом оценки состояния водоема. Исследования по использованию паразитологических данных как индикаторов экологической обстановки появились достаточно давно. Так, в 1930-е гг. Г. К. Петрушевским (1940) были отмечены различия в паразитофауне рыб Онежского озера, выловленных из разных по антропогенной нагрузке районов исследования. Имеется ряд работ, в которых приведены данные по изменениям в составе и численности паразитов рыб, подвергшихся влиянию промышленных стоков (Сединкин, 1969; Костарев, 1979; Аникиева, 1982). В последнее десятилетие обширные исследования по влиянию антропогенного воздействия на паразитов рыб проводятся на Ладожском озере, в Финском заливе, в бассейне р. Волги (Богданова, 1990; Куперман, 1994; Барковская, 1997; Куперман, Жохан, 1997; Юнчис, Стрелков, 1997; Петрова,

2000). Особое место занимает антропогенное воздействие, связанное с таким социальным процессом, как урбанизация. В середине 1990-х гг. начаты паразитологические исследования в зоне мегаполиса Москвы (Ройтман и др., 1994). В урбанизированных биоценозах изменяются видовой состав паразитов рыб, количественные характеристики инвазий, состав, структура паразитоценозов и другие показатели. Однако эмпирический материал, характеризующий перестройку структурно-функциональной организации паразитоценозов рыб в зоне влияния больших городов, еще достаточно скуден. В этой связи нами в 1999 г. начаты исследования по определению паразитологического статуса р. Лососинки как урбанизированной экосистемы.

Река Лососинка берет начало из оз. Лососинного и впадает в Онежское озеро в черте г. Петрозаводск. Протяженность ее более 23 км. Имеет малый, большей частью заболоченный водосбор, отличается высоким содержанием органических веществ гуминовой природы почвенно-болотного происхождения. В нижнем течении река испытывает комплексное антропогенное воздействие — загрязнение поверхностно-активными веществами, тяжелыми металлами, нефтепродуктами и бытовыми стоками. По гидробиологическим данным последних лет Лососинка относится к слабозагрязненным рекам, что позволяет отнести этот водоток к группе III класса чистоты воды. Однако устьевой участок Лососинки характеризуется наиболее высоким загрязнением, что соответствует IV–V классу качества воды (Государственный доклад..., 1993–2000).

В прошлом р. Лососинка была населена лососем и озерной форелью, однако строительство плотин нарушило естественные пути миграций проходных рыб, что привело к полному исчезновению

их популяций. В настоящее время в реке, по разным сведениям, обитают около 10 видов рыб, среди которых доминируют голец усатый (*Nemachilus barbatulus* L.) и бычок-подкаменщик (*Cottus gobio* L.). Ранее рыбы р. Лососинки в паразитологическом отношении не обследовались.

В данной статье представлены результаты исследований по паразитам двух основных представителей рыбного сообщества Лососинки – гольца усатого и бычка-подкаменщика. Первый относится к отряду карпообразных, семейству выюновых (Cobitidae), второй – к отряду окунеобразных, семейству подкаменщиков, или бычков-рогаток (Cottidae). Эти рыбы имеют много сходного в образе жизни: обитают в проточных, хорошо аэрируемых водоемах, малоподвижны, живут поодиночке, укрываясь под камнями (Рыбы СССР, 1969; Моисеев и др., 1981). В то же время голец отличается большей активностью в ночное время и способностью образовывать стайки в раннем возрасте. Подкаменщикам характерна большая оксифильность и предпочтительное обитание в чистых водоемах.

Материалы и методы исследований

Рыба для исследований отлавливалась с помощью электролова на двух участках реки: I участок – в 300 м выше устья в черте города, в районе туркомплекса «Карелия»; II участок – в 4,5 км выше устья в районе агробиологической станции на границе городской черты. Вскрытие рыб осуществлялось в июне–июле и октябре–ноябре 1999 г. На этих участках вскрыто по 12–15 экз. каждого вида. Исследование паразитов (вскрытие и камеральная обработка) осуществлялось согласно общепринятым в ихтиопаразитологии методикам (Быховская-Павловская, 1985).

Для оценки сходства и различия фаун паразитов исследуемых рыб, выловленных в разных по антропогенной нагрузке местах обитания, использован коэффициент Жаккара (Мэгарран, 1992):

$$C_j = j/a + b - j,$$

где a – число видов на одном участке, b – число видов на другом участке, j – общее число видов для обоих участков.

Автор признательна за помощь в сборе материала научным сотрудникам СевНИИРХ И. Л. Щурову и В. А. Широкову.

Результаты

В результате первых ихтиопаразитологических исследований на р. Лососинке была изучена паразитофауна двух массовых видов рыб – гольца усатого и бычка-подкаменщика. Всего у гольца в нижнем течении реки обнаружено 26 видов паразитов (табл. 1). Этот список включает как широко распространенные виды, так и виды с узкой специфичностью к хозяину. Ведущее место среди всех паразитов занимают простейшие (14 видов). Они охва-

тывают почти все типы – от жгутиконосцев до инфузорий. Среди простейших зарегистрированы такие патогенные для широкого круга рыб виды, как *Cryptobia branchialis* и *Chilodonella piscicola*. Микроспоридии представлены специфичными видами (*Myxidium barbatule*, *Thelohanellus nemachili*) и видами, имеющими довольно широкий круг хозяев, приуроченных к придонному образу жизни (*Myxidium pfeifferi*, *Zschokkella nova*, *Myxobilatus fragilicaudus*, *Th. fuhrmani*).

Моногеней представлены одним родом – *Gyrodactylus*. В отличие от простейших для них характерен высокий уровень экстенсивности и интенсивности заражения. Из трех видов гиродактилюсов – *Gyrodactylus nemachili*, *G. sedelnikowi*, *G. barbatuli* – особенно часто встречались первые два. Фауна гельминтов у гольца представлена небогато – по 2–3 вида нематод и скребней, отмечено полное отсутствие цестод. Сравнительно широко представлены трематоды – 4 вида. Метацеркарии трематод (*Diplostomum* и *Apatemon*) по зараженности доминируют среди всех гельминтов.

Паразитофауна бычка-подкаменщика представлена 17 видами (табл. 2). Простейшие занимают доминирующее положение, их число составляет 2/3 всех видов, однако уровень заражения ими невелик. Из наиболее патогенных видов можно отметить *Cryptobia branchialis*, *Costia necatrix*, *Glugea* sp., *Tetrahymena pyriformis*. Моногеней не отмечено, цестоды представлены двумя видами – *Triaenophorus nodulosus* и *Proteocephalus torulosus*. Из трематод выделяются метацеркарии диплостомид. Остальные группы паразитов (нематоды, скребни) практически отсутствуют.

Для выявления степени воздействия городских сточных вод на разнообразие паразитов рыб мы сравнили исследованную фауну гольца и бычка-подкаменщика из двух районов Лососинки, отличающихся по уровню загрязнения. Кроме того, провели аналогичное сравнение с паразитофауной этих же рыб из другой части Онежского озера, не испытывающей такого сильного антропогенного пресса, как в черте г. Петрозаводск. Для этого мы воспользовались результатами работ, проведенных Е. А. Румянцевым с сотрудниками в районе Толвуи и Пяльмы Онежского озера (Румянцев и др., 1984; Румянцев, 1996).

В результате сравнения общности паразитофаун гольца из различных мест обитания получилось, что по коэффициенту Жаккара сходство по убыванию распределилось следующим образом:

- из двух районов Лососинки (0,44);
- из устья Пяльмы и наименее загрязненного участка Лососинки (0,4);
- из устья Пяльмы и устья Лососинки (0,307).

Наличие или отсутствие сходства фаун паразитов гольца из разных точек исследования показано на дендрограмме 1 (рис. 1).

Сравнение списка паразитов гольца из разных участков реки выявило незначительное расхождение. В обоих случаях отмечено одинаковое

Таблица 1. Паразитофауна гольца усатого (*Nemachilus barbatulus* L.) из разных районов исследования
 Table 1. Parasite fauna of stone loach (*Nemachilus barbatulus* L.) from different parts of the study area

Вид паразита	Лососинка (1999)*		Онежское озеро (1980)**
	устье	р-н агробазы	р-н Пяльмы
<i>Cryptobia branchialis</i>	—	6,7 (+)	—
<i>Hexamita</i> sp.	6,7 (+)***	—	6 (+)
<i>Myxidium barbatulae</i>	—	—	12 (+)
<i>M. pfeifferi</i>	6,7 (+)	16,7 (+)	—
<i>Zschokkella nova</i>	6,7 (+)	16,7 (+)	—
<i>Myxobilatus fragilicaudus</i>	—	6,7 (+)	12 (+)
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	13,3 (+)	—	—
<i>Th. nemachili</i>	13,3 (+)	24,9 (+)	—
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	—	16,7 (ед.)	—
<i>Chilodonella piscicola</i>	6,7 (ед.)	—	—
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	6,7 (ед.)	—	—
<i>Epistylis lwoffii</i>	—	8,3 (ед.)	6 (0,06)
<i>Apiosoma baueri</i>	—	—	30 (0,03)
<i>A. phoxini</i>	—	—	18 (0,7)
<i>A. poteriforme</i>	—	8,3 (0,04)	20 (0,5)
<i>Paratrichodina incisa</i>	—	16,7 (0,01)	—
<i>P. phoxini</i>	—	—	41 (0,03)
<i>Trichodina nemachili</i>	20 (0,03)	41,5 (0,06)	65 (0,1)
<i>Gyrodactylus nemachili</i>	13,3 (0,7)	49,8 (16,3)	12 (0,7)
<i>G. sedelnikowi</i>	13,3 (2,2)	58,1 (12,1)	18 (0,7)
<i>G. barbatuli</i>	6,6 (0,5)	16,7 (2,8)	6 (0,1)
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	—	6 (0,1)
<i>Phyllodistomum simile</i>	80 (24,4)	—	—
<i>Apatemon cobitidis</i>	86,7 (13,7)	66,4 (2,9)	100 (65)
<i>Tylodelphys clavata</i>	20 (5,3)	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	86,7 (33,1)	—	94 (9,0)
<i>Raphidascaris acus</i>	100 (5,2)	91,3 (16,2)	94 (28,0)
<i>Rhabdochona ergensi</i>	33,3 (0,6)	58,1 (6,5)	88 (4,4)
<i>Cystidicoides tenuissima</i>	—	8,3 (0,1)	—
<i>Paracanthocephalus</i> sp.	13,3 (0,1)	8,3 (0,1)	—
<i>Acanthocephala</i>	6,6 (0,1)	—	—
Вскрыто рыб, экз.	15	12	15
Число видов паразитов	19	18	17

* Наши данные.

** Румянцев и др., 1984.

*** Данные перед скобками — экстенсивность заражения, %, в скобках — индекс обилия, экз.

количество видов, среди которых простейшие везде занимают ведущее положение. Однако в устьевом участке их количественные показатели снижены. То же можно сказать и относительно моногеней, экстенсивность заражения которыми в районе агростанции в среднем в 3 раза превосходит таковую в устьевом участке, а по индексу обилия почти в 10 раз. Трематоды, напротив, в нижнем течении реки доминируют. Особенно это отмечено для *Phyllodistomum simile*, *Tylodelphys clavata* и *Diplostomum* sp., которые вообще не отмечены выше устья, а метацеркарии встречались реже. Нематоды несколько шире представлены в районе агростанции (3 против 2 видов).

Наибольшие различия отмечены для двух удаленных друг от друга мест обитания — устьевых участков Лососинки и Пяльмы. Эти различия касаются в большей мере простейших и не затрагивают специфичных моногеней и нематод. Видовой состав паразитов отражает разную степень загрязнения этих акваторий. Заонежский залив, на берегу которого находится пос. Пяльма, отно-

сится к наиболее чистым районам Онежского озера, а Петрозаводская губа — к наиболее загрязненным.

Для бычка-подкаменщика сравнение общности фаун по коэффициенту Жаккара выявило несколько иную картину (рис. 2). Однако наибольшее сходство фаун отмечено так же, как и для гольца, для двух участков Лососинки (0,294), почти такой же коэффициент из района Толвуи и устья Лососинки (0,269), наименьшее сходство фаун — из Онежского озера и из района близ агростанции на Лососинке (0,136). Для подкаменщика характерна существенная разница в зараженности различных участков реки. В устьевом участке зараженность паразитами существенно выше — 15 видов против 7. Причем из этих 7 видов 5 относятся к простейшим.

Разница в списке видов бычка-подкаменщика из устья Лососинки и района Толвуи выражается прежде всего в соотношении простейших и гельминтов. Если в первом случае отмечено 9 видов простейших и 6 видов гельминтов, то во втором — 6 простейших против 13 гельминтов.

Таблица 2. Паразитофауна бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* L.) из разных районов исследования
 Table 2. Parasite fauna of bullhead (*Cottus gobio* L.) from different parts of study area

Вид паразита	Лососинка (1999)*		Онежское озеро (1980)** р-н Толвуя
	устье	р-н агробазы	
<i>Cryptobia branchialis</i>	8,3 (+)***	—	—
<i>Costia necatrix</i>	8,3 (+)	8,3 (+)	—
<i>Eimeria piraudi</i>	—	—	6 (+)
<i>Glugea</i> sp.	24,9	24,9 (+)	17 (+)
<i>Myxobolus fragilicaudus</i>	16,7	—	—
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	—	6,7 (ед.)	—
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	24,9 (0,1)	—	—
<i>Scyphidia globularis</i>	—	13,3 (ед.)	—
<i>Epistylis lwoffii</i>	8,3 (ед.)	—	11 (0,01)
<i>Apiosoma carpelli</i>	—	—	22 (0,03)
<i>A. cotti</i>	8,3 (0,04)	33,3 (0,02)	—
<i>A. piscicolum</i> ssp. <i>perci</i>	—	—	6 (0,03)
<i>Trichodina</i> sp.	24,9 (0,1)	—	6 (0,02)
<i>Trichodinella</i> sp.	16,7 (ед.)	—	—
<i>Gyrodactylus ongensis</i>	—	—	11 (0,7)
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	8,3 (0,1)	—	—
<i>Schistocephalus solidus</i>	—	—	11 (0,1)
<i>Proteocephalus torulosus</i>	24,9 (0,9)	—	11 (0,1)
<i>Phylodistomum simile</i>	8,3 (0,1)	—	11 (0,3)
<i>Apatemon cobitidis</i>	74,7 (11)	20,0 (0,3)	100 (65,0)
<i>Tyodelphis clavata</i>	—	—	33 (0,7)
<i>Diplostomum</i> sp.	91,3 (11,1)	—	89 (20,8)
<i>D. gobiorum</i>	—	—	89 (7,0)
<i>Plagioporus angusticollis</i>	—	—	11 (0,4)
<i>Raphidascaris acus</i>	8,3 (0,1)	13,3 (1)	45 (1,9)
<i>Philometra ovata</i>	—	—	6 (0,1)
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	17 (0,4)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	22 (0,2)
Вскрыто рыб, экз.	12	15	18
Число видов паразитов	15	7	19

Примечание см. в табл. 1.

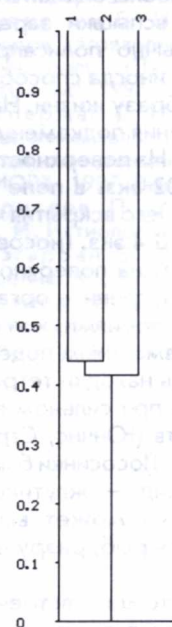


Рис. 1. Дендрограмма сходства состава паразитофауны гольца усатого из разных районов исследования

Fig. 1. Dendrogram of similarity of the parasite faunas in stone leach from different parts of the study areas

1 — I участок реки (устье Лососинки), 2 — II участок реки (район агробазы в 4,5 км от устья Лососинки), 3 — район Онежского озера у пос. Пяльма

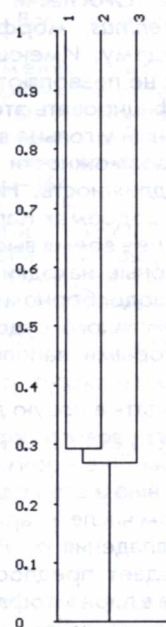


Рис. 2. Дендрограмма сходства состава паразитофауны бычка-подкаменщика из разных районов исследования

Fig. 2. Dendrogram of similarity of the parasite faunas in bullhead from different parts of the study area

1 — I участок реки (устье Лососинки), 2 — II участок реки (район агробазы в 4,5 км от устья Лососинки), 3 — район Онежского озера у пос. Толвуя

Обсуждение

Сокращение числа видов паразитов со сложным циклом развития при сильной антропогенной нагрузке отмечается многими исследователями. Одним из первых, кто еще в 1930-е гг. обратил внимание на бедность паразитофауны рыб в зоне влияния сточных промышленных вод, был Г. К. Петрушевский (1940). Исследуя паразитов рыб Онежского озера, он отметил, что в Кондопожской губе, на берегу которой расположен бумажный комбинат, почти полностью отсутствовали микоспоридии и моногенеи, а также значительно ниже был уровень заражения трематодами. Это связано с уменьшением численности или гибелью наименее резистентных промежуточных хозяев. В наших исследованиях это хорошо прослеживается для паразитов бычка-подкаменщика, список гельминтов которого в удаленном от городских стоков районе был существенно богаче. Что касается гольца, то для него отмечено даже некоторое увеличение числа гельминтов в р. Лососинке, преимущественно за счет трематод, связанных в своем цикле с моллюсками и рыбацкими птицами. Такое явление характерно для эвтрофируемых водных экосистем, где метацеркарии трематод становятся ведущими видами.

Интересны находки у гольца двух видов скребней, первый из которых относится к роду *Paracanthocephalus*, предположительно к виду *P. tenuirostris*, характерному для водоемов северо-восточной части Сибири и бассейна р. Амур. В водоемах Польши, Болгарии и Югославии обнаружен другой вид — *P. gracilicanthus*, морфологически очень близкий к предыдущему. Имеющиеся в нашем распоряжении сборы не позволяют с наибольшей вероятностью идентифицировать этот вид. Еще один вид скребней, найденный у гольца в единственном экземпляре, не дает возможности определить даже его родовую принадлежность. Не вызывает сомнений только то, что в водоемах Карелии он не зарегистрирован. В настоящее время высказывается предположение, что подобные находки паразитов, не свойственных данному водосборному бассейну, являются следствием интенсивного судоходства. С балластными водами, которыми заполняются емкости танкеров, гидробионты могут преодолевать большие расстояния и попадать в новую для них водную экосистему. Наличие грузового порта на акватории Петрозаводской губы Онежского озера может способствовать появлению в его водах гидробионтов различных групп, в том числе и паразитов. Близость же порта к месту впадения р. Лососинки в Петрозаводскую губу создает предпосылки к нахождению видов-вселенцев в паразитофауне речных рыб. Следует отметить, что устье Лососинки представляет собой участок акватории, весьма напряженный в паразитологическом отношении. Концентрирующаяся здесь рыба в период нерестовых миграций имеет возможность к близкому контакту и обмену паразитами, что влияет на разнообразие их видов как в Лососинке, так и в Петрозаводской губе Онежского озера.

Как уже отмечалось, особенностью фауны паразитов гольца и бычка является высокая разнообра-

зие простейших. Известно, что сидячие перитрихи родов *Apiosoma* и *Epistylis*, а также инфузории рода *Trichodina* служат хорошими индикаторами органического загрязнения. Их численность в условиях высокой плотности рыб начинает повышаться при общей органике 3–4 мг/л, а при 16 мг/л перитрихи встречаются десятками (Юнчис, 1972). В условиях р. Лососинки, несмотря на значительную долю органических веществ в ее водах, численность этих простейших невелика (1–5 экз. под покровным стеклом). Кроме того, они представлены 1–2 специфичными видами, в то время как в районе Толвуи численность и видовое разнообразие их выше. Это можно объяснить тем, что, во-первых, перитрихи реагируют на органические вещества различной природы, что отмечалось в литературе (Юнчис и др., 1983). Во-вторых, их развитие может сдерживаться другими загрязняющими веществами (например, нефтепродуктами, тяжелыми металлами), а также перепадами температур на порогах. Интересно, что в р. Лососинке была обнаружена эктопаразитическая инфузория *Paratrichodina incisa*, которая имеет склонность вызывать сильное заражение рыб при повышенном содержании органики в воде.

Примечательны находки у исследованных рыб таких представителей простейших, как *Hemiophrys branchiarum*, *Tetrahymena pyriformis*, *Chilodonella piscicola*, *Costia necatrix*. Последние два достаточно редко встречаются в естественных водоемах, но характерны для водоемов, используемых в рыбохозяйственной практике. Эти виды очень патогенны, имеют широкий круг хозяев и при неблагоприятных условиях могут давать массовые вспышки заражения. *Tetrahymena pyriformis* — обычно полисапробная, свободноживущая инфузория, иногда способная переходить к паразитическому образу жизни. Нами отмечен случай сильного заражения подкаменщика из устья Лососинки в июне 1999 г. На поверхности кожи было отмечено в среднем 0,02 экз. в поле зрения микроскопа. По мере дальнейшего вскрытия численность инфузорий нарастала до 0,4 экз. (носовые ямки), 1,0 экз. (жабры), 15,5 экз. на поверхности кишечника. Оказалось, что все внутренние органы были сплошь покрыты этими инфузориями, количество которых не представлялось возможным подсчитать. В литературе ранее отмечались находки тетрахимен на инкубируемой икре и рыбе при сильном влиянии поверхностно-активных веществ (Юнчис, Стрелков, 1997). При исследовании рыб р. Лососинки был обнаружен весьма патогенный вид — жгутиконосец *Cryptobia branchialis*, который может вызывать серьезные заболевания и гибель рыб, разрушая эпителий жаберных лепестков.

Перечисленные виды простейших встречаются, как правило, достаточно редко в экосистемах, не подвергнутых антропогенному влиянию. В сравнительно слабо населенных районах Онежского озера (Толвуя, Пяльма) эти паразиты у аналогичных рыб не зарегистрированы. В нижнем течении р. Лососинки помимо благоприятных условий для их развития (высокое содержание органических веществ, развитие микроорганизмов и свободноживущих простейших) их обилию способствует, вероятно, снижение защитных сил организма под влиянием антропопрессии.

Как следствие не исключена возможность возникновения заболеваний рыб паразитарной природы, которые могут осложняться бактериальными болезнями, особенно в устьевом участке Лососинки.

Таким образом, полученные в результате исследования материалы показывают, что видовое разнообразие паразитов рыб может служить индикатором состояния водной среды. Изменения в составе фауны, численности отдельных видов, наличие патогенных, неспецифичных и привнесенных

из других регионов видов можно рассматривать как проявление влияния урбанизации на паразитологическое состояние р. Лососинки. С ростом численности городского населения и с введением вновь в эксплуатацию промышленных предприятий антропогенная нагрузка на городские реки будет возрастать. В этой связи целесообразно проведение паразитологического мониторинга на реках Лососинке, Неглинке и в Петрозаводской губе Онежского озера.

ЛИТЕРАТУРА

- Аникиева Л. В. Влияние сточных вод Сегежского целлюлозно-бумажного комбината на гельминтофауну рыб Выгозера // *Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера*. Петрозаводск, 1982. С. 83–94.
- Барковская В. В. Паразиты рыб Финского залива как индикаторы экологического состояния его акватории // *Сб. науч. трудов ГосНИОРХ*. 1997. С. 147–154.
- Богданова Е. А. Эколого-паразитологический мониторинг при многофакторном загрязнении естественных водоемов // *Сб. науч. трудов ГосНИОРХ*. 1990. Вып. 313. С. 50–57.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., 1985. 121 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1997 году. Петрозаводск, 1993–1999.
- Костарев Г. Ф. Динамика ихтиопаразитофауны Камских водохранилищ – показатель воздействия промышленных и бытовых стоков // *Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб*. Л., 1979. С. 57–58.
- Куперман Б. И. Использование паразитов как индикаторов загрязнения водной среды // *Тез. научно-практич. совещ. «Паразитарное загрязнение мегаполиса Москвы»*. М., 1994. С. 26.
- Куперман Б. И., Жохов А. Е. Современная паразитологическая ситуация в бассейне р. Волги при антропогенном воздействии // *Сб. науч. трудов ГосНИОРХ*. 1997. Вып. 321. С. 29–45.
- Моисеев П. А., Азизова Н. А., Куранова И. И. Ихтиология. М., 1981. 381 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 172 с.
- Петрова В. В. Изменение паразитофауны некоторых промысловых рыб Финского залива за длительный промежуток времени в условиях антропогенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 25 с.
- Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера // *Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена*. 1940. Т. 30. С. 133–186.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е., Цейтлин Д. Г. и др. Предварительные результаты паразитологического обследования рыб в зоне мегаполиса Москвы // *Тез. докл. научно-практич. совещ. «Паразитарное загрязнение мегаполиса Москвы»*. М., 1994. С. 35–36.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 187 с.
- Румянцев Е. А., Пермьяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1984. Вып. 216. С. 117–133.
- Рыбы СССР. М., 1969. 447 с.
- Сединкин А. Н. Особенности заражения рыб гельминтами в водоемах, загрязняемых промышленными стоками // *Вопросы зоологии*. Вып. 1. Челябинск, 1969. С. 73–75.
- Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. 188 с.
- Юнчис О. Н. Экологические факторы, способствующие заражению рыб инфузориями сем. *Scyphidida* // *Тр. VII науч. конф. паразитологов Украины*. Киев, 1972. С. 462–464.
- Юнчис О. Н., Стрелков Ю. А. Паразиты рыб как индикаторы состояния водной среды // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1997. Вып. 321. С. 111–117.
- Юнчис О. Н., Нестеренко В. Н., Кононов А. А., Хохлова А. Н. Влияние высших водных растений на паразитофауну молоди плотвы // *Сб. науч. трудов ГосНИОРХ*. 1983. Вып. 197. С. 39–48.

PARASITE DIVERSITY IN STONE LOACH (*NEMACHILUS BARBATULUS* L.) AND BULLHEAD (*COTTUS GOBIO* L.) IN THE URBANIZED ECOSYSTEM OF THE LOSOSINKA RIVER

N. V. Yevseeva

Key words: parasite fauna, diversity, similarity, Jaccard index, anthropogenic pollution, Protozoa, *Nemachilus barbatulus*, *Cottus gobio*, Lake Onega.

SUMMARY

The paper presents preliminary results of an ichthyoparasitological survey of the Lososinka river which lower reaches are exposed to heavy anthropogenic press. Parasite fauna of two mass fish species – stone loach and bullhead was studied. The list of parasites founded in the former comprises 26 species, in the latter – 17. In both cases protozoans make up over a half of all species. Parasite faunas of the investigated fish species from habitats with different anthropogenic load intensities were compared to reveal the similarity. Changes in the fauna composition, abundance of individual species, emergence of pathogenic and non-specific parasite species can be regarded as manifestations of pollutant effect.

СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ ХАРИУСА (*THYMALLUS THYMALLUS* L.) РЕКИ ОЛАНГИ

Ю. Ю. БАРСКАЯ

Изучен видовой состав паразитов хариуса, характер и особенности заражения. Приводится анализ структуры паразитарного сообщества. Оцениваются изменения, произошедшие за многолетний период в сообществе паразитов хариуса. Паразитарное сообщество, существующее на данный момент времени, оценивается как устойчивое, поскольку описывается высоким коэффициентом видового разнообразия и равномерным распределением видов.

Река Оланга (Оуланкайоки) – самая крупная в озерно-речной системе Пяозера – берет свое начало в Финляндии. Длина ее 137 км, из которых половина приходится на территорию национального парка «Паанаярви».

Ихтиофауна р. Оланги представлена 11 видами: кумжа (*Salmo trutta m. lacustris* L.), ручьевая форель (*Salmo trutta m. fario* L.), сиг (*Coregonus lavaretus* L.), хариус (*Thymallus thymallus* L.), щука (*Esox lucius* L.), плотва (*Rutilus rutilus* L.), язь (*Leuciscus idus* L.), голец (*Phoxinus phoxinus* L.), налим (*Lota lota* L.), окунь (*Perca fluviatilis* L.), ерш (*Gymnocephalus cernua* L.) (Попова и др., 1983).

Наиболее типичным представителем ихтиофауны средней и нижней Оланги является хариус (Хууско и др., 1993). Впервые паразитофауна этого вида была изучена около 20 лет назад (Румянцев, Пермяков, 1994).

Цель данной работы – уточнение видового состава паразитов хариуса, выявление характера и особенностей заражения, а также анализ наблюдаемых изменений, произошедших в паразитарном сообществе за многолетний период.

Материалы и методика

Исследовано 15 экз. взрослого хариуса из среднего течения р. Оланги. Работы проводились летом 1998–1999 гг. Место и сроки отлова рыбы были выбраны те же, что и предыдущими исследователями (Румянцев, Пермяков, 1994). Сбор и обработка материала проводились по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985).

Для оценки разнообразия паразитов, характеризующего степень различий (сходства) фауны, применялся коэффициент Жаккара:

$$C_j = j / (a + b - j),$$

где j – число общих видов на исследуемых участ-

ках, a – число видов на участке А, b – число видов на участке В (Мэгарран, 1992).

Поскольку экстенсивность и интенсивность заражения Protozoa незначительна и их доля в сообществе мала, все коэффициенты приводятся с учетом значений встречаемости только многоклеточных паразитов. Для оценки разнообразия с учетом обилия видов применялся индекс Шеннона. Достоверность различий индекса Шеннона рассчитывалась с помощью коэффициента Стьюдента. Неоднородность по обилию видов исследуемых выборок оценивалась по коэффициенту Бергера-Паркера и выровненности (равномерности распределения видового обилия) по индексу Шеннона. Для вычисления индекса доминирования Бергера-Паркера (d) в паразитарных сообществах использовалась программа BIOINDEX (Пугачев, Новиков, 1995), любезно предоставленная одним из авторов программы О. Н. Пугачевым. Расчет видового разнообразия по индексу Шеннона (H') и расчет выровненности видовых обилий (E) проводился в среде EXCEL.

$$d = N_{\max} / N,$$

где N – общее число особей, N_{\max} – число особей самого обильного вида.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие i -го вида (n_i / N), n – число особей i -го вида.

$$E = H' / H_{\max},$$

где H_{\max} – максимальная величина индекса разнообразия (Мэгарран, 1992).

Результаты

Фауна паразитов хариуса р. Оланги насчитывает 23 вида (табл. 1), относящихся к следующим систематическим группам: жгутиконосцы – 1, ин-

Таблица 1. Паразитофауна хариуса р. Оланги
Table 1. Parasite fauna of grayling from the River Olanga

Вид паразита	Данные Румянцева, Пермякова (1977)				Наши данные (1998–1999)			
	%	мин.	макс.	Индекс обилия	%	мин.	макс.	Индекс обилия
<i>Hexamita truttae</i>	7	+	+	+	7	+	+	+
<i>Capriniana piscium</i>	14	0,4	0,5	0,40	53	0,01	0,08	0,015
<i>Apiosoma</i> sp.	7	+	+	0,03	—	—	—	—
<i>Trichodina nigra</i>	43	0,01	0,02	0,05	—	—	—	—
<i>Tetraonchus borealis</i>	71	12	66	23,60	47	4	37	8,90
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	—	—	—	—	7	1	1	0,06
<i>Discocotyle sagittata</i>	7	1	1	0,10	40	1	32	3,40
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	21	1	63	4,50	20	1	3	0,40
<i>Eubothrium salvelini</i>	7	1	1	0,30	—	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	—	20	1	2	0,20
<i>Diphylobothrium dendriticum</i>	—	—	—	—	7	1	1	0,06
<i>Proteocephalus thymalli</i>	100	5	73	18,50	47	1	62	5,20
<i>Crepidostomum farionis</i>	50	1	3	0,80	40	1	3	0,50
<i>C. metoecus</i>	7	1	1	0,10	27	1	3	0,40
<i>Bunodera luciopercae</i>	—	—	—	—	20	1	10	0,80
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	7	1	1	0,30	20	1	9	0,86
<i>Tylodelphys clavata</i>	71	1	10	2,50	7	5	5	0,30
<i>Diplostomum rutili</i>	64	1	11	2,00	—	—	—	—
<i>D. spathaceum</i>	—	—	—	—	7	1	1	0,06
<i>D. volvens</i>	14	3	7	0,70	20	1	4	0,60
<i>Raphidascaris acus</i>	100	6	74	25,00	100	2	66	23,00
<i>Cystidicola farionis</i>	—	—	—	—	20	1	1	0,20
<i>Cystidicoloides tenuissimus</i>	100	9	895	254,00	100	10	90	45,70
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	—	—	13	1	1	0,13
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	28	1	17	4,30	33	1	21	1,70
<i>E. borealis</i>	7	30	30	2,10	—	—	—	—
<i>Salmincola thymalli</i>	64	1	27	3,00	40	1	6	1,60
<i>Argulus coregoni</i>	7	3	3	0,20	—	—	—	—
<i>Glochidium</i> sp.	—	—	—	—	7	1	1	0,06
Всего видов			21				23	

фузории – 1, моногенеи – 3, цестоды – 4, трематоды – 7, нематоды – 4, скребни – 1, раки – 1, моллюски – 1.

Основу паразитофауны составляют виды, развивающиеся с участием промежуточных хозяев (11 видов). Прямой цикл развития имеют 8 видов. Выявлены 4 представителя, которые специфичны для хариуса (*Tetraonchus borealis*, *Gyrodactylus thymalli*, *Proteocephalus thymalli*, *Salmincola thymalli*). 7 видов паразитов (*Hexamita truttae*, *Discocotyle sagittata*, *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Cystidicola farionis*, *Cucullanus truttae*, *Echinorhynchus salmonis*) приурочены к рыбам семейства Salmonidae, остальные 12 видов являются широкоспецифичными.

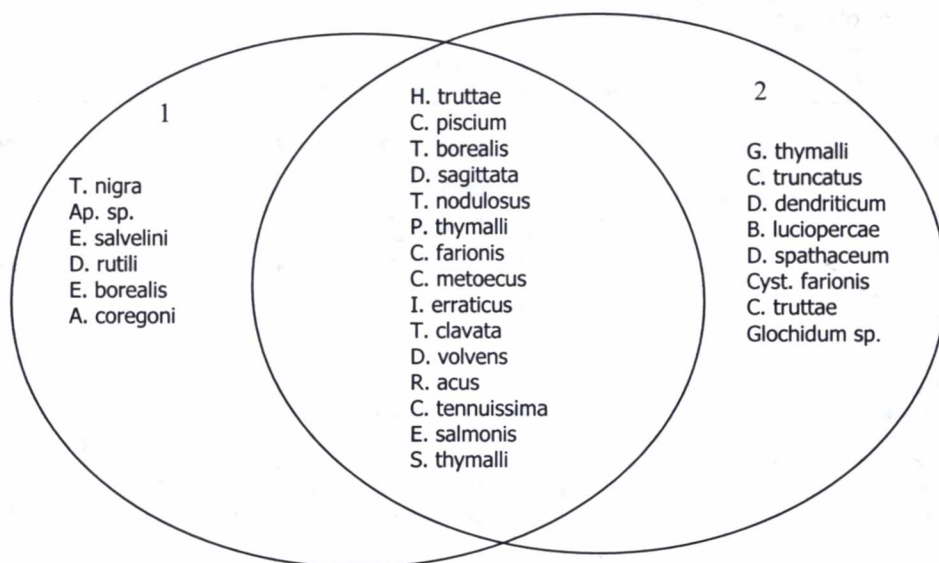
Обсуждение

Паразитофауна хариуса р. Оланги характеризуется высоким видовым богатством (23 вида), которое сопоставимо с разнообразием паразитов хариуса из других водоемов, принадлежащих к бассейну Белого моря (Умбозеро – 10 видов, р. Варзуга и близкие к ней реки – 18, р. Поной – 33, р. Северная Двина – 20) (Митенев, Шульман, 1984). Изучение видового состава паразитов свидетельствует о незначительной роли Protozoa в формировании паразитофауны. Из этой группы отмечены только 2 вида: жгутиконосец *Hexamita truttae* и инфузория *Capriniana piscium*. Среди мо-

ногеней наиболее распространенный вид *T. borealis*. Что же касается цестод, то более всего хариус заражен *P. thymalli*. Намного богаче видовое разнообразие трематод – 7 видов. Однако экстенсивность и интенсивность инвазии ими незначительна. В фауне паразитов хариуса преобладающими видами являются *Cystidicoloides tenuissimus* (100/45,7)* и *Raphidascaris acus* (100/23), зараженность которыми достигает высоких показателей. Наличие в паразитофауне *Cystidicola farionis* и *Echinorhynchus salmonis* показывает, что хариус потребляет понтопорею – промежуточного хозяина этих паразитов. Довольно обычен для хариуса паразитический рак – *S. thymalli*, локализирующийся на жабрах.

Таким образом, хариус в наибольшей степени инвазируется теми видами (*Cystidicoloides tenuissimus*, *Raphidascaris acus*, *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*), которые связаны в своем цикле развития с донными организмами. Это объясняется преимущественно бентосным характером питания. Незначительную долю в его пищевом рационе занимает зоопланктон, что подтверждается данными о заражении рыб такими паразитами, как *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus thymalli*, *Diphylobothrium dendriticum*.

* Здесь и далее в скобках: первая цифра – экстенсивность заражения, %; вторая – индекс обилия, экз.



Видовая структура паразитарного сообщества хариуса р. Оланги
The species structure of parasite community of grayling from the River Olanga

Анализ изменений в фауне паразитов хариуса, произошедших за 2 десятилетия, приводит к необходимости рассмотрения такой динамичной единицы, как паразитарное сообщество (Пугачев, 1999). Здесь предметом изучения становятся не столько экологические особенности отдельных видов, сколько новые характеристики паразитарных систем (сообществ), которые трудно выявить, изучая только паразитофауну. К таким характеристикам можно отнести структуру паразитарного сообщества, видовое разнообразие, равномерность распределения видовых обилий и устойчивость экосистем.

Сравнивая наши данные с данными предшествующих исследователей (Румянцев, Пермяков, 1994), мы выделили 2 сообщества*, между которыми отмечается довольно высокое сходство по коэффициенту Жаккара ($C_j = 0,5$). Использование этого метода позволяет выявить ядро сообщества, представленного видами, присутствующими в каждом из двух сравниваемых сообществ. При этом вторая часть видов описывает индивидуальную специфику анализируемых сообществ и представлена сопутствующими видами (см. рис.). В ядро сообщества входят 15 видов паразитов. Индивидуальная специфика сообщества 1 обусловлена видами, не отмеченными в исследованиях 1998–1999 гг. Так, например, не были обнаружены следующие виды: инфузория *Trichodina nigra*, цестода *Eubothrium salvelini*, трематода *Diplostomum rutili*, скребень *Echinorhynchus borealis*, рак *Argulus coregoni* (табл. 1). Примечательно, что у всех перечисленных паразитов показате-

ли зараженности были незначительны, за исключением *D. rutili* (64/2,0) (Румянцев, Пермяков, 1994). В то же время нами отмечены виды, отсутствовавшие ранее (*Gyrodactylus thymalli*, *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllobotrium dendriticum*, *B. luciopercae*, *C. truttae*, *Glochidium* sp.). Они определяют индивидуальную специфику паразитарного сообщества 2.

Анализ всего видового состава, качественных и количественных показателей зараженности показывает снижение инвазированности хариуса *E. salvelini*, *T. nodulosus*, *P. thymalli* и *B. luciopercae*, что, по-видимому, свидетельствует об изменениях в пищевом спектре, а именно уменьшении доли планктона в питании исследованных рыб. Наблюдается снижение зараженности метацеркариями трематод активно инвазирующих хозяина (*Tylodelphys clavata*, *Diplostomum rutili*, *D. volvens*). Следует отметить, что за прошедший период неизменным осталось видовое богатство паразитов хариуса (табл. 2). В то же время, согласно нашим расчетам, видовое разнообразие сообщества 2 характеризуется более высоким значением. Значительно уменьшает видовое разнообразие и выровненность высокий индекс обилия *C. tenuissima* (ИО – 245) в сообществе 1 (табл. 2). В меньшей степени влияние оказывают следующие виды: *R. acus* (ИО – 25), *T. borealis* (ИО – 23,6), *P. thymalli* (ИО – 18,5). Значения всех трех коэффициентов показывают, что во втором сообществе паразитов хариуса относительное обилие доминирующих видов меньше, а выровненность выше, чем в первом сообществе паразитов хариуса. Это в целом характеризует фауну паразитов хариуса в сообществе 2 как более разнообразную по сравнению с паразитарным сообществом 1.

* Сообщество 1 – данные Румянцева, Пермякова, 1994; сообщество 2 – наши данные.

Таблица 2. Характеристика сообществ паразитов хариуса р. Оланги
Table 2. Characteristic of parasite community of grayling from the River Olanga

Основные показатели сообществ	Сообщество паразитов хариуса 1 (по данным Румянцев, Пермьякова, 1994)	Сообщество паразитов хариуса 2 (наши данные)
Исследовано рыб	14	15
Общее число видов паразитов	21	23
Число видов многоклеточных паразитов	17	21
Индекс Шеннона, H'	1,05	1,64
Выровненность, E	0,37	0,54
Коэффициент Бергера-Паркера	0,748	0,455

Таким образом, видовое богатство паразитов хариуса р. Оланги представлено 23 видами. В структуре паразитарного сообщества можно выделить ядро и сопутствующие виды. Паразитарное сообщество, существующее на данный момент времени, оценивается как устойчивое, поскольку описывается высоким коэффициентом видового разнообразия и равномерным распределением видов.

Автор благодарна за помощь в ходе сбора и обработки материала Б. С. Шульману, И. Л. Щурову и В. А. Широкову, А. В. Волосскому, директору национального парка «Паанаярви» А. В. Бижону, А. В. Протасовой, а также всем сотрудникам парка. Автор признательна за ценные советы и поддержку Е. А. Румянцеву.

ЛИТЕРАТУРА

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., 1985. 121 с.

Митенев В. К., Шульман Б. С. Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) (*Thymallidae*) в разных частях его ареала // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 843–854.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 180 с.

Попова Э. К., Заличева И. Н., Осташков О. А. Эколого-физиологическая характеристика реки Оланга (бассейн Топо-Пяозерского водохранилища) // Морфо-

логия, структура популяций. Проблемы рационального использования: Тез. Л., 1983. С. 169–170.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 50 с.

Румянцев Е. А., Пермьяков Е. В. Паразиты рыб Пяозера // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 53–78.

Хууско А., Куусела К., Шустов Ю. Рыбы // Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. С. 74–80.

STRUCTURE AND DIVERSITY OF PARASITE COMMUNITIES OF GRAYLING (*THYMALLUS THYMALLUS* L.) FROM THE RIVER OLANGA

Y. Y. Barskaya

Key words: biodiversity, parasite fauna, parasite community.

SUMMARY

The species structure of grayling parasites and peculiarities of the infection were studied. The structure of parasitic community and its long-term changes were analyzed. At the present moment the parasitic community is evaluated as stable, because it is described with high coefficient of diversity and evenness.

**ВЛИЯНИЕ *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG, 1957
(MONOGENEA: GYRODACTYLIDAE)
НА ПОПУЛЯЦИЮ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.)
В РЕКЕ КЕРЕТЬ (СЕВЕРНАЯ КАРЕЛИЯ)
И ВОЗМОЖНЫЕ МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМ**

Б. С. ШУЛЬМАН, И. Л. ЩУРОВ, Е. П. ИЕШКО, В. А. ШИРОКОВ

Приводятся результаты паразитологических и ихтиологических исследований пососевых рек Карелии в 1992–1998 гг. Представлены данные по зараженности молоди семги моногенеей *Gyrodactylus salaris* в р. Кереть. Отмечено, что численность популяции семги в р. Кереть за последние годы резко упала. Основные причины – увеличение неучтенного вылова ее в Белом море и влияние паразита *G. salaris*. Обсуждаются причины заноса паразита в данный водоем и возможные меры борьбы с ним.

Введение

Gyrodactylus salaris относится к классу моногеней. Имеет небольшие размеры (длина около 0,4 мм), живородящий, цикл развития прямой без смены хозяев и чередования поколений. *Gyrodactylus salaris* – пресноводный вид, локализуется на покровах и плавниках хозяина, а при высокой инвазии и на жабрах. Он является обычным паразитом для пресноводного лосося (*Salmo salar morpha sebago*, Girard) и балтийского (*Salmo salar* L.) лосося. Этот паразит отмечен в ряде рек бассейнов Ладожского и Онежского озер и Балтийского моря (Johnsen, Jensen, 1991; Румянцев, 1996; Румянцев, Иешко, 1997; Иешко и др., 1998). Он встречается здесь в незначительных количествах и не оказывает заметного воздействия на рыбу. Однако, попав в реки, где обитает проходная семга, *G. salaris* может быть причиной ее гибели.

Например, массовое заражение пестрятки и покатников, впервые отмеченное в р. Лаксельве (Северная Норвегия) в 1975 г., привело к полной гибели молоди лосося в данном водоеме (Johnsen, Jensen, 1992). По данным тех же авторов (Johnsen, Jensen, 1988), в р. Вефсне *G. salaris* за два года после появления в ней (1977) распространился по всей реке и оказал катастрофическое воздействие на численность молоди лосося: плотность заселения пестрятками снизилась с 20–70 экз./100 м² (без учета сеголетков) до 0. К 1994 г. *G. salaris* зарегистрирован в 38 реках Норвегии. Во всех этих реках отмечено резкое снижение плотности молоди лосося, а через несколько лет и численности взрослых рыб (Johnsen, Jensen, 1986; Soleng, Bakke, 1997).

Существует мнение, что *G. salaris* был зане-

сен в реки Норвегии вместе с молодьью балтийского лосося при проведении рыбоводных работ (Malmberg, 1989).

Распространение паразита может происходить несколькими путями: 1 – перенос паразита зараженной рыбой при миграции ее вниз по течению и непосредственный контакт пестрятки лосося, 2 – заражение рыбы со дна, 3 – заражение рыб свободно плавающими взрослыми паразитами. Что касается распространения его вверх по течению, то очевидно, что это возможно с помощью взрослых особей лосося, совершающих нерестовые миграции. Случаи обнаружения паразита на плавниках взрослого лосося отмечены в реках Норвегии (Мо, 1988, цит. по: Johnsen, Jensen, 1992). *G. salaris* – узкоспецифичный паразит. Однако известны находки *G. salaris* на плавниках хариуса и кумжи (Bakke, 1991). Таким образом, распространение паразита в реке, по-видимому, осуществимо и с помощью других видов рыб.

В Норвегии отмечены случаи распространения паразита из зараженной реки в соседние реки мигрирующей молодь лосося. Это объясняется тем, что в весенне-летний период воды фиордов сильно распреснены, и паразит способен выжить в слабосоленой воде. Максимальное время выживаемости паразита на молоди лосося в пресной воде составляет 59 дней при температуре 6,6 °C и 25 дней при температуре 12 °C (Jensen, Bakke, 1991). Максимальное время выживания паразита при солености воды 7,5‰ составило 56 дней при температуре 6 °C и 54 дня при температуре 12 °C. При повышении солености до 10‰ и выше отмечается резкое снижение выживаемости паразита и прекращение размножения (Soleng, Bakke, 1997).

Несколько случаев заражения рек в Норвегии невозможно объяснить ни выпуском зараженной

молоди, ни переносом паразита мигрирующей молодью из других рек. Поэтому норвежские специалисты предполагают, что распространение паразита возможно также с помощью птиц и человека через икру, рыболовные снасти и оборудование (Johnsen, Jensen, 1986). Показано, что время выживания *G. salaris* без хозяина в пресной воде зависит от температуры и составляет максимум 132, 96, 54 и 24 часа при температуре 3, 7, 13 и 19 °C соответственно (Мо, 1987).

Интенсивность заражения паразитом и ее динамика в разные годы различаются. Это может зависеть от целого ряда факторов. Температура является одним из важных факторов, влияющих как на паразита, так и на хозяина. В целом выживаемость моногеней растет при снижении температуры. Для *G. salaris* оптимальная температура, по-видимому, находится в пределах 6–12 °C (Soleng, Bakke, 1997). При этих температурах наблюдаются наибольшие темпы размножения и наиболее высокая выживаемость паразита. Но и при зимних температурах (1,4 °C) возможен рост численности паразита.

Изменение температуры влияет и на рыб. Известно, что повышение температуры заметно активизирует обмен веществ и повышает резистентность рыбы (Шульман, 1972). При этом возрастает способность хозяина к угнетению размножения паразита, что приводит к спаду его численности (Куперман, Шульман, 1978). Было показано, что резистентность рыб к паразитарным заболеваниям проявляется при температуре не ниже 15–18 °C (Кеннеди, 1978).

Заражение сеголетков лосося в норвежских реках происходит обычно в августе. В осенний период интенсивность зараженности возрастает. В годы, когда заражение происходит в более ранние сроки и температурные условия являются благоприятными для паразита, большая часть сеголетков гибнет в течение первого года жизни. Однако, когда температурные условия менее благоприятны для паразита или заражение происходит в осенний период, большая часть сеголетков выживает до следующей весны. По данным норвежских исследователей, критической для сеголетков лосося является численность паразита около 2 тыс. экз. на одну рыбу (Johnsen, Jensen, 1992). Таким образом, зараженная молодь, по-видимому, живет немного более одного года – достаточно долго для того чтобы инфекция перешла на следующее поколение молоди. Кроме того, небольшая часть особей среди молоди лосося имеет, вероятно, повышенную устойчивость к паразиту. Такие рыбы могут выживать до ската в море.

На севере России зафиксирован пока единственный случай появления паразита *G. salaris* в бассейне Белого моря – в р. Кереть (Иешко, Шульман, 1994).

Река Кереть (65°15' с. ш., 33°34' в. д.) – основной водоем в Карелии, куда выпускается заводская молодь атлантического лосося. Река берет начало из оз. Петриярви и впадает в Керетскую губу Белого моря. Длина от устья до истока 110 км, из них

34 км приходится на озерные участки. Река протекает через 4 крупных озера и множество плесовых участков. Среднегодовой расход воды 23,3 м³/с. Общее падение от истока к устью 91 м. На реке расположено 18 порогов. Площадь нерестово-выростных угодий составляет 675500 м², из них пригодны для нереста 135800 м².

Материалы и методы

Основой данной статьи послужили паразитологические и ихтиологические материалы, собранные на р. Кереть и других лососевых реках побережья Белого моря Карелии в конце июля – начале августа 1992–1998 гг. (рис. 1). Кроме того, использованы данные ихтиологических исследований, выполненных в 1980–1985 и 1990–1991 гг., и материалы, любезно предоставленные нам Карелрыбводоом. Методом полного паразитологического вскрытия обследованы 92 экз. рыб. Молодь отлавливали в чetyрех районах реки: Морском, Варацком, Сухом порогах и верхнем участке (рис. 2). Методом неполного паразитологического вскрытия на наличие *G. salaris* дополнительно был обследован 121 экз. молоди. В 1998 г. в июле р. Кереть обследована на всем протяжении – от истока до устья. Проведены обловы электроловом на всех порогах и перекатах (всего 55 станций). Получены данные о плотности заселения реки разновозрастной молодью семги. С трех порогов (Морской, Матвеевский и Сухой) молодь семги исследована на зараженность паразитом *G. salaris*. С двух порогов проверена на наличие *G. salaris* молодь кумжи. На всех порогах реки проведены подводные наблюдения для оценки численности нерестовых бугров семги. В сентябре молодь семги на Морском и Сухом порогах повторно исследована на зараженность *G. salaris*. Дополнительно была осуществлена оценка плотности заселения молодью семги рек Пулоньги, Шуи и Поньгомы. Кроме того, молодь семги из р. Пулоньги была обследована на зараженность *G. salaris*.

Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала выполнены по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Расчеты интенсивности заражения (средняя интенсивность) проведены по Л. Марголису (Margolis et al., 1982). Плотность заселения реки молодью лосося оценивали путем облова участков реки электроловом в 1990–1998 гг. Расчеты проводили по методу С. Зиппина (Zippin, 1956). У всей отловленной молоди измеряли длину АС, вес, а также брали пробы чешуи, по которой определяли возраст.

Результаты и обсуждение

Впервые *G. salaris* был зафиксирован нами в 1992 г. на Варацком пороге. В этом же году молодь семги, отловленная в Морском пороге, была свободна от *G. salaris*. В последующие годы он был обнаружен в Морском пороге, в настоящее время паразит распространился по всей реке.



Рис. 1. Лососевые реки карельского побережья Белого моря и места исследования

Fig. 1. Salmon rivers of Karelian shore of White sea and places of investigation

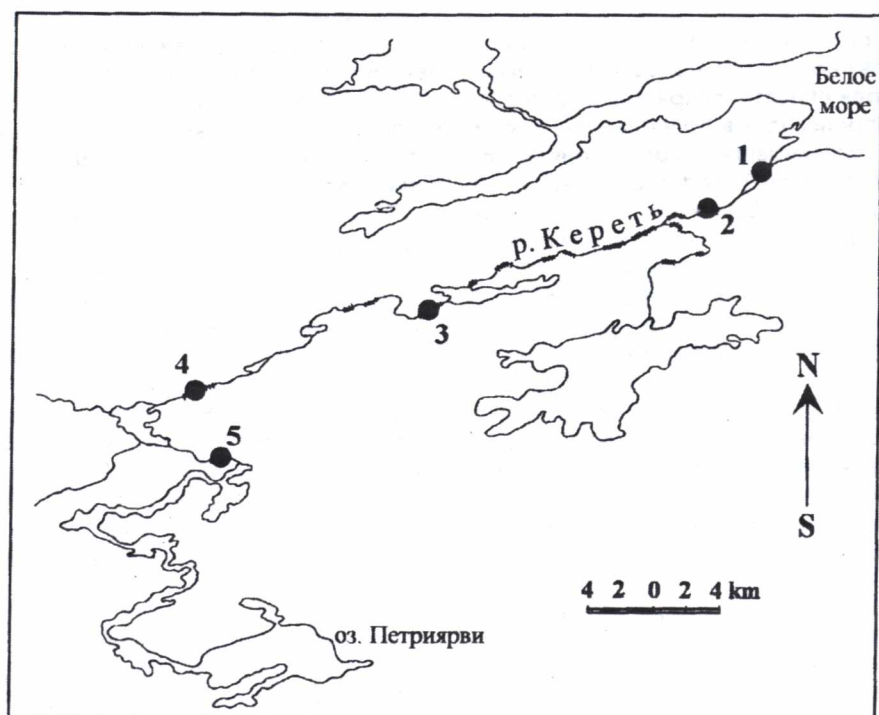


Рис. 2. Карта-схема р. Кереть

Fig. 2. Map-scheme of river Keret

1 – Морской порог, 2 – Матвеевский порог, 3 – Варацкий порог, 4 – Сухой порог, 5 – верхний участок

Таблица 1. Динамика заражения паразитом *Girodactylus salaris* молоди семги разных возрастов, в разные годы
 Table 1. The dynamics of infection with *Girodactylus salaris* in young atlantic salmon of different age, in different years

Год	Порог (кол-во рыб)	Возраст				Общая для всех возрастов
		0+	1+	2+	3+	
1992	Морской (n – 10)	0	0	0	–	0
	Варацкий (n – 15)	7* (19–115) 65,3	5 (105–337) 258,4	3 (187–1240) 546,3	–	100** (19–1240) 225,7
1993	Варацкий (n – 23)	–	–	13 (2–164) 23,4	–	56,5 (2–164) 23,4
	Сухой (n – 8)	6 (3–43) 12,2	–	–	–	75,0 (3–43) 12,2
1994	Варацкий (n – 15)	12 (10–223) 92,1	1 (3099) 3099	2 (334–1440) 887,0	–	100 (10–3099) 398,5
	Сухой (n – 15)	12 (1–12) 6,0	2 (8–16) 12,0	–	–	93,3 (1–16) 6,9
1995	Сухой (n – 16)	11 (1–15) 8,2	1 (227) 227,0	3 (171–918) 648,6	1 (239) 239,0	100 (1–918) 312,7
	Верхний (n – 13)	0	0	–	–	0
1996	Морской (n – 12)	2 (4–6) 5,0	7 (17–285) 103,4	2 (18–142) 80,0	1 (17) 17,0	100 (4–285) 75,0
	Варацкий (n – 15)	10 (21–51) 37,9	2 (89–140) 114,5	2 (898–1009) 953,5	1 (2193) 2193,0	100 (21–2193) 313,6
	Сухой (n – 15)	13 (3–25) 10,6	2 (385–386) 385,5	–	–	100 (3–386) 65,5
	Верхний (n – 15)	10 (1–2) 1,3	3 (42–53) 47,5	0	–	86,6 (1–53) 12,0
1997	Сухой (n – 1)	–	1 (10) 10	–	–	1* (10) 10
	Верхний (n – 1)	–	1 (9) 9	–	–	1* (9) 9
1998	Морской (n – 19)	14 (1–2531) 526,4	5 (144–5895) 2923,0	–	–	100 (1–5895) 1157,1
	Сухой (n – 30)	10 (1–144) 26,0	–	–	–	33,3 (1–144) 26,0

* Количество зараженных рыб.

** Зараженность, %; (min–max) средняя.

В разные годы зараженность *G. salaris* неодинакова (табл. 1). В 1992 г. на Варацком пороге, являющемся основным местом выпуска заводской рыбы, зараженность молоди семги достигала 100% при средней интенсивности 225,7 паразита на рыбу. В 1993 г. произошел значительный спад зараженности, а в 1994 г. зараженность снова резко возросла. Такие колебания зараженности можно объяснить взаимоотношением в системе паразит – хозяин, когда увеличение численности хозяина (молодь семги) приводит к росту количества паразита, что, в свою очередь, ведет к смертности хозяина, а затем к снижению числа паразита. Особенно ярко такая динамика может проявляться в местах выпуска заводской молоди, где наблюдается высокая плотность рыб.

Сухой порог, расположенный выше по течению, в отличие от Варацкого, не является в настоящее время местом массового выпуска заводской молоди. Колебания численности здесь происходят за счет естественных изменений плотности популяций рыб. В 1995 г. произошло увеличение плотности пестряток, что и повлекло за собой рост численности *G. salaris*. Что касается находок *G. salaris* в 1996 г. на верхнем и нижнем (Морской порог) участках реки, то они указывают на распространение паразита по всей реке естественным путем.

Паразитологические исследования, проведенные на Керети Р. П. Малаховой (1972) более 20

лет назад, не выявили этого паразита. Поэтому можно предполагать, что наиболее вероятная причина появления *G. salaris* в р. Кереть – занос его сюда в результате рыбоводных работ. В настоящее время трудно сказать, как и когда точно паразит попал в Кереть. Ранее мы высказывали свои предположения по этому поводу (Шульман и др., 1998). Скорее всего, это произошло в конце 1980-х гг. На это указывает тот факт, что именно с 1990 г. начался спад численности нерестового стада. Сначала произошло снижение количества дикой рыбы, а на следующий год – и заводских производителей (табл. 2).

Одновременно с 1991 г. наблюдается снижение численности молоди семги в реке (табл. 3). Нами были просмотрены пестрятки с Выгского рыбоводного завода, выпускающего молодь в Кереть. *G. salaris* обнаружен не был. Поэтому мы предполагаем, что занос паразита в Кереть произошел из-за того, что для транспортировки заводской молоди семги использованы те же емкости, в которых за несколько часов до этого перевозили молодь пресноводного лосося (бассейн Онежского озера), для которого *G. salaris* является обычным паразитом. Попад в новые условия и на не адаптированную к нему молодь атлантического лосося, он резко увеличил численность.

Быстрому распространению паразита и интенсивному заражению рыб в условиях реки могли способствовать некоторые физиологические и

Таблица 2. Численность нерестового стада семги р. Кереть

Table 2. Number of the atlantic salmon spawners in Keret river

Год	Общее кол-во, экз.	Дикие, экз.	Заводские, экз.	Заводские, %
1969	649	649	0	0
1970	1320	1320	0	0
1971	1305	1305	0	0
1972	1743	1743	0	0
1973	2054	2047	7	0,34
1974	1363	1232	131	9,6
1975	1770	1579	191	10,8
1976	2107	1782	325	15,4
1977	2296	1752	544	23,2
1978	1865	1359	506	27,1
1979	1312	1154	158	12,0
1980	2690	2271	419	15,6
1981	1145	671	474	41,4
1982	1590	1013	577	36,3
1983	4660	2177	2483	53,3
1984	3098	1285	1813	58,5
1985	3940	2161	1779	45,1
1986	3230	1781	1449	44,9
1987	2427	1341	1086	44,7
1988	3294	1988	1296	39,2
1989	3531	1728	1803	51,0
1990	2520	867	1653	65,7
1991	690	374	316	45,8
1992	536	121	415	77,4
1993	687	231	456	66,4
1994	753	50	703	93,4
1995	1066	411	655	61,4
1996	391	171	220	56,2
1997	180	62	118	65,5
1998	607	196	411	67,7
1999	330	38	292	88,5

этологические особенности заводской молоди лосося. Искусственное лососеводство приводит к изменениям в генофонде популяций разводимых рыб. Они отличаются от диких худшими биологическими показателями и низкой жизнестойкостью (Gansen, Moen, 1991). По нашим данным (Shchurov, 1994), плавательные характеристики заводской молоди лосося значительно ниже, чем у дикой, а срок адаптации заводской молоди к условиям реки весьма длителен: только через месяц и более после выпуска в реку пищевое и территориальное поведение достигает уровня диких рыб. После выпуска в Кереть молодь в течение 5–10 дней образует чрезвычайно плотные скопления в реке – до 10–20 экз./м². Все это создает благоприятные условия для увеличения численности и распространения паразита.

Исследования, выполненные в 1998 г., показали, что плотность заселения р. Кереть молодь семги сохраняется на очень низком уровне (табл. 3). В отличие от предыдущих лет молодь исчезла с верхних порогов: выше по течению от порога Сухой молодь семги не обнаружена. Снижение в реках численности стад семги в последние годы происходит практически повсеместно из-за возросшего пресса браконьерства. Например, плотность заселения молодь семги рек Пулоньги, Шуи, Поньгомы и других снизилась по сравнению с предыдущими годами, но остается достаточно высокой в сравнении с Керетью (табл. 4). Причина осо-

бо резкого падения численности молоди в Керети в том, что к уже ставшему традиционным браконьерскому прессу добавилась гибель ее от паразита *G. salaris*.

G. salaris у молоди из других рек (Иешко, Шульман, 1994) и р. Пулоньги, обследованной повторно в 1998 г., не обнаружен. Следует отметить, что *G. salaris* не был отмечен и у молоди кумжи, вскрытой в это же время в верхнем участке р. Кереть, где до недавнего времени обитала зараженная семга (табл. 1).

В 1998 г. зараженность сеголетков семги в Морском пороге Керети, где помимо них также сохранились пестрятки 1+, составляла в июле 100% (при интенсивности заражения более 100 паразитов на одну рыбу). Зараженность сеголетков семги в Сухом пороге, где пестряток нет, была в том же месяце около 20% при интенсивности заражения – 1–15 паразитов на одну рыбу (табл. 5). Это говорит о том, что перенос паразитов с одного поколения на других происходит в основном через пестряток возраста 1+. В пользу этого свидетельствует и то, что в Матвеевском пороге, где пестрятки также не обнаружены, сеголетки были свободны от *G. salaris*.

Исследования 1998 г. показали, что зараженность молоди *G. salaris* резко возрастает в осенний период. Кроме того, наблюдаются различия в инвазии сеголетков лосося. В частности, сеголетки заражены значительно ниже в тех местах, где

Таблица 3. Плотность сеголетков лосося в р. Кереть, экз./100 м²Table 3. Density of salmon aged of in Keret river, sp./100 m²

Порог	Год							
	1990	1991	1992	1993	1995	1996	1997	1998
Варацкий	62,0	42,0	6,0*	0,37*	0,8*	0,21*	0	0
Сухой	72,0	—**	—	1,8*	6,0*	0,92*	0	7,5*
Морской	—	—	25,0	—	—	4,5*	—	2,0*
Верхний	—	—	—	—	25,0	0,75*	0,06*	0

* Молодь заражена паразитом *G. salaris*.

** «—» — нет данных.

Таблица 4. Плотность заселения рек молодью лосося, экз./100 м²Table 4. Density of young atlantic salmon in different rivers (sp/100 m²)

Река	Плотность молоди
Гридина (1995–1997)	33,4–27,5
Поньгома (1992–1998)	58,0–43,6
Воньга (1992–1996)	64,4–51,0
Пулоньга (1992–1998)	31,0–9,4
Шуя (1992–1998)	46,5–31,5
Калга (1995)	7,0
Сума (1996–1997)	21,5–16,6
Кереть (1990)	97,0
Кереть (1996)	2,3
Кереть (1997)	0,04

очень низкая плотность молоди 1+ и старше (табл. 5). В сентябре 1998 г. на Морском пороге отмечена рекордная интенсивность заражения сеголеток семги — более 2,5 тыс. экз. паразита на одну рыбу. Это превышает критический уровень, и, по-видимому, сеголетки с такой степенью заражения не доживут до весны.

Численность нерестовых бугров семги в Керети очень низка, на большей части порогов бугры не обнаружены. Нерестовые бугры нами найдены на 5 порогах: Сухом, Варацком, Матвеевском, Павловском и Морском. Всего от нереста 1997 г. обнаружено около 50 нерестовых бугров. На Сухом пороге отмечено 11 бугров, на Варацком — 5 бугров, на Матвеевском пороге — 10, на Павловском — 12 и на Морском — 12 бугров. По данным Карелрыбвода, в 1997 г. через рыбоучетное заграждение (РУЗ) в реку было пропущено

но 138 производителей. Из них самки, вероятно, составляли половину, т. е. около 70 экз. По нашим наблюдениям и литературным данным, одна самка строит в среднем 2 нерестовых бугра. Часть построенных бугров бывают пробными, в которых икра не откладывается. Таким образом, в нересте осенью 1997 г. принимало участие максимум 25 самок семги из 70 пропущенных в реку. Можно предполагать, что остальная рыба была выловлена браконьерами.

Не отрицая того, что резкое снижение численности молоди в Керети произошло благодаря возросшему браконьерскому прессу, все же основной причиной этого следует считать занос в реку паразита *G. salaris*. Мы непосредственно не наблюдали гибели рыбы от *G. salaris* в Керети. Однако некоторые данные косвенно свидетельствуют, что это явление имеет место. Так, у сильно зараженных рыб в июле 1992–1998 гг. отмечено интенсивное слизееотделение и отслоение эпидермиса кожных покровов и плавников, а в сентябре 1998 г., когда интенсивность заражения резко возросла, отмечено образование язв, отмирание тканей жаберных лепестков и разрушение краевых участков плавников. Это нарушает дыхательные функции кожных покровов и жабр. Отмечено также, что сеголетки с Морского порога, где интенсивность заражения выше, питаются значительно хуже, чем сеголетки с Сухого порога, где интенсивность заражения ниже (табл. 6). Таким образом, можно утверждать, что резкое снижение численности молоди возраста 1+ в реке после 1993 г. (табл. 7) является следствием гибели их от паразита.

Таблица 5. Зараженность молоди семги паразитом *Gyrodactylus salaris* в 1998 г.Table 5. The degree of infection with *Gyrodactylus salaris* in young atlantic salmon in 1998

Порог	Возраст	Июль		Сентябрь	
		Зараженность, %	Интенсивность, (min–max) ср.	Зараженность, %	Интенсивность, (min–max) ср.
Морской	0+	100	(1–139) 32,8	100	(15–2531) 800,6
	1+	100	(144–340) 242,0	100	(3037–5895) 4710,0
Сухой	0+	20	(1–13) 5,0	46,6	(1–144) 35,0

Таблица 6. Интенсивность питания сеголетков семги р. Кереть в сентябре 1998 г.

Table 6. Feeding intensity of 0+ atlantic salmon in Keret river in september 1998

Порог	Возраст	Кол-во рыб	Индекс наполнения желудков	Интенсивность заражения, (min–max) ср.
Морской	0+	9	47,7 (10,1–183,3)	(15–2531) 800,6
Сухой	0+	15	105,0 (4,8–260,5)	(1–144) 35,0

Таблица 7. Возрастная структура молоди лосося р. Кереть

Table 7. Age structure of young atlantic salmon in Keret river

Год	Кол-во рыб	Возрастные группы, %			
		0+	1+	2+	3+
1990	156	64,2	28,2	4,9	2,7
1991	182	62,0	30,4	5,1	2,5
1992*	83	46,6	33,3	20	0
1994*	86	80	6,6	13,3	0
1996*	110	97,5	1	1	0,5
1997*	2	0	100	0	0
1998*	70	95,7	4,3	0	0

* Молодь заражена *G. salaris*.

Заключение

Наблюдения, проведенные на р. Кереть, показали, что *G. salaris* в настоящее время распространен по всей реке. Он обнаружен в верхнем течении реки и в нижнем (Морской порог), а также в притоке Керети – р. Лоуксе. Распространение в реке паразита и вызванная им гибель рыб привели к тому, что численность пестряток, особенно старших возрастов, резко снизилась по сравнению с 1990 г. Такая динамика распространения *G. salaris* по реке и вызванные им изменения в численности молоди семги имеют большое сходство с ситуацией в норвежских реках (Johnsen, Jensen, 1991).

Результаты наших многолетних исследований и более чем 30-летний опыт норвежцев показывают, что восстановление прежней численности стада лосося в зараженной *G. salaris* реке невозможно без полного уничтожения паразита.

В Норвегии разработана и действует государственная программа борьбы с данным паразитом. Ключевыми направлениями этой программы являются:

- Жесткий контроль за паразитологической ситуацией на всех рыболовных фермах.
- Полный запрет на перевозки живой рыбы из одного водоема в другой.
- Меры по предотвращению распространения паразита.
- Меры по уничтожению паразита в зараженных лососевых реках.

Последний пункт включает прекращение доступа производителей в реку. Это достигается различными способами. Наиболее распространен метод закрытия рыбыходов, которые есть на большинстве норвежских рек. На некоторых реках строится барьер, препятствующий миграции производителей вверх по течению и действующий круглогодично на протяжении нескольких лет. Данные меры приводят к тому, что за время перекрытия молодь лосося полностью исчезает на участках реки выше рыбехода или барьера. Вместе с молодью исчезает и *G. salaris*. В течение всего этого времени проводится тщательный ежегодный контроль за ситуацией в реке (наличие молоди, зараженность ее паразитом). После

того, как обследование подтверждает полное отсутствие молоди и паразита выше перекрытия, участок реки ниже перекрытия обрабатывается ротеноном. Ротенон – яд растительного происхождения, который уничтожает икhtiофауну в реке. В результате обработки участок реки ниже перекрытия также становится свободен от паразита. На период перекрытия реки принимаются меры для создания маточного стада рыб, которое после уничтожения паразита позволит восстановить исходное стадо в реке.

Что касается Керети, очевидно, что кардинального улучшения не произойдет до тех пор, пока не будет решена проблема полного уничтожения паразита *G. salaris*. Действующее в настоящее время на Керети перекрытие (РУЗ) не позволяет обеспечить полное изъятие производителей и не допустить нереста семги в реке. Поэтому в реке будет постоянно сохраняться очаг зараженности паразитом. Для очистки реки от паразита необходимо построить барьер, действующий круглогодично. Оптимальное место для барьера – нижняя часть Морского порога. Такое расположение барьера позволит максимально уменьшить площадь реки, которую нужно будет обработать ротеноном, и сократить финансовые затраты, так как обработка ротеноном – самая дорогостоящая часть программы борьбы с паразитом. Срок действия барьера 4–5 лет. Все производители семги должны изыматься и использоваться для заводского воспроизводства. Заводскую молодь семги в период действия барьера необходимо выпускать на стадии смолта ниже барьера. Ежегодно после постройки барьера необходимо проводить полное обследование реки для определения наличия молоди и паразита в реке. Далее, после того, как данные обследования гарантированно покажут отсутствие паразита выше барьера, необходимо провести обработку реки ротеноном ниже барьера.

Очевидно, что реализация этого плана потребует финансовых затрат. До тех пор, пока не появится реальная возможность осуществить предлагаемый план, считаем необходимым предпринять ряд мер, которые не потребуют дополнительных затрат и в то же время позволят максимально в сложившейся ситуации снизить пресс паразита на стадо семги. В первую очередь это касается выпуска заводской молоди. В настоящее время стадо семги Керети в основном поддерживается за счет заводской молоди.

Выпуск заводской молоди семги в реки является одним из ключевых моментов, от которого зависит эффективность искусственного воспроизводства. На наш взгляд, на сегодняшний день имеются реальные возможности повышения эффективности выпуска молоди с Выгского рыболовного завода в р. Кереть.

Наилучший результат может принести выпуск молоди на стадии смолтов. Наиболее критическими для выпущенной заводской молоди являются первые недели после выпуска (период адапта-

ции к речным условиям и восстановление после стресса, вызванного транспортировкой). Для уменьшения гибели молоди в этот критический период можно рекомендовать выпуск через адаптационные садки. Садки устраивают в самой реке, в местах доступных для перевозящего молодь транспорта. В таких садках молодь отдыхает после перевозки, адаптируется к условиям реки. Рыбу можно подкармливать гранулированными кормами, но им доступен и дрейф, проходящий через дель садка. Выпуск в адаптационные садки лучше начинать за 1–2 недели до начала миграции смолтов в море, т. е. в середине мая. Через 10–15 дней после выпуска молоди садки притапливаются и рыба постепенно самостоятельно уходит из садков.

Для р. Кереть вес выпускаемой молоди 25 г. Оптимальное место установки адаптационных садков – начало Морского порога выше действующего РУЗа. В случае отсутствия садков молодь следует выпускать в несколько мест – начало

Морского порога и ближайшие к нему пороги. Молодь Выгского завода навеской менее 25 г следует оставлять на третий год дорастивания или при отсутствии такой возможности эту молодь выпускать в р. Выг.

Наши исследования на других лососевых реках показали, что р. Кереть является единственным водоемом карельского побережья Белого моря, где обнаружен *G. salaris*. Недалеко от р. Кереть имеются еще несколько лососевых рек. Но устья этих рек изолированы друг от друга морской водой соленостью более 25‰ (Кузнецов, 1960), при которой *G. salaris* не выживает (Soleng, Bakke, 1997). Таким образом, распространение паразита из реки в реку через распресненные зоны в бассейне Белого моря практически исключено. В то же время в целях профилактики заноса *G. salaris* из Керети в близлежащие реки следует после работы на зараженном водоеме тщательно дезинфицировать и просушивать лодки, орудия лова, сапоги и т. п.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Рыководство по изучению. Л., 1985. 131 с.
- Иешко Е. П., Шульман Б. С. Паразитофауна молоди семги некоторых рек Карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 45–53.
- Иешко Е. П., Щуров И. Л., Шульман Б. С. и др. Паразиты молоди пресноводного лосося (*Salmo salar* morpho sebago Girard), обитающей в реках бассейна Онежского озера // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы VII междунар. конф. СПб., 1998. С. 250–251.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. 230 с.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.
- Куперман Б. И., Шульман Р. Е. Опыт экспериментального изучения факторов, влияющих на размножение и численность дактилогирисов // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 2. С. 101–107.
- Малахова Р. П. Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Wabb.) и сига *Coregonus lavaretus* n. pidschianoides Pravdin в бассейне Белого моря // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972. Вып. 1. С. 21–36.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии: Систематический обзор. Петрозаводск, 1997. 120 с.
- Шульман Б. С., Иешко Е. П., Щуров И. Л. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск, 1998. С. 97–102.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 367 с.
- Bakke T. A. A review of the inter- and intraspecific variability in salmonid hosts to laboratory infections with *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Aquaculture. 1991. Vol. 98. P. 303–310.
- Gansen D., Moen V. Large-seal escapes of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) into Norwegian rivers threaten natural populations // Can. J. of Fisheries and Aquat. Sc. 1991. Vol. 48, № 3. P. 426–428.
- Jansen P. A., Bakke T. A. Temperature-dependent reproduction and survival of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Platyhelminthes, Monogenea) on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Parasitology. 1991. Vol. 102. P. 105–112.
- Johnsen B. O., Jensen A. J. Infestation of Atlantic salmon *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // J. Fish Biol. 1986. Vol. 29. P. 233–241.
- Johnsen B. O., Jensen A. J. Introduction and establishment of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fry and parr in the River Vefsna, northern Norway // J. of Fish Diseases. 1988. Vol. 11. P. 35–45.
- Johnsen B. O., Jensen A. J. The *Gyrodactylus* story in Norway // Aquaculture. 1991. Vol. 98. P. 289–302.
- Johnsen B. O., Jensen A. J. Infection of Atlantic salmon *Salmo salar* L., by *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, in the river Lakselva, Misvar in Northern Norway // J. of Fish Biol. 1992. Vol. 40. P. 433–444.
- Malmberg G. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* Infections in Scandinavia // Parasites of Freshwater Fishes of Northwest Europe. Petrozavodsk, 1989. P. 88–104.
- Margolis L., Esch G. W., Holmes J. C. et al. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of American Society of Parasitologists) // J. of Parasitology. 1982. Vol. 68. P. 131–133.
- Mo T. A. Taxonomiske og biologiske undersøkelser. Virksomheten i 1986 og forslag til virksomheten i 1987. Rapp. № 2. *Gyrodactylusundersøkelsene ved Zoologisk Museum, Universitetet i Oslo*. Oslo, 1987.
- Mo T. A. Virksomheten i 1987 og program for virksomheten i 1988. *Gyrodactylusundersøkelsene ved Zoologisk Museum, Uio*. 1988. Rapport 4. 29 pp.

Shchurov I. L. Differences in behaviour of wild and hatchery-reared young Atlantic salmon // Fishes and their environment. Oviedo. Spain, 1994. P. 141–142.

Soleng A., Bakke T. A. Salinity tolerance of *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea): labora-

tory studies // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. Vol. 54. P. 1837–1845.

Zippin C. An evaluation of removal method of estimating animal populations // Biometrics. 1956. Vol. 12. P. 163–169.

**INFLUENCE OF *GYRODACTYLUS SALARIS* MALBERG, 1957
(MONOGENEA: *GYRODACTYLIDAE*) ON THE ATLANTIC SALMON POPULATION
IN KERET RIVER (NORTHERN KARELIA)
AND POSSIBLE WAYS TO EXTERMINATION OF PARASITE**

B. S. Shulman, I. L. Shurov, E. P. Ieshko, V. A. Shirokov

Key words: infection, young Atlantic salmon, *G. salaris*, River Keret, extermination of parasite.

SUMMARY

Results from parasitological and ichthyological investigations of Karelian salmon rivers in 1992–1998 are presented. Data about infection of young Atlantic salmon by *G. salaris* in the River Keret are reported. Abundance of Keret salmon decreased during last years. The main reasons are increasing of illegal fishing and influence of parasite *G. salaris*. The possible way for *G. salaris* introduction into the River Keret and the methods of extermination of parasite are discussed.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ НА ПРИМЕРЕ ПАЗИТА ОКУНЯ *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE)

Л. В. АНИКИЕВА, Е. П. ИЕШКО

Проведена оценка морфологической разнородности, численности и размерно-возрастной структуры *Proteocephalus percae* из трех водоемов, различающихся по комплексу абиотических и биотических факторов. Рассмотрены внутри- и межпопуляционные механизмы поддержания устойчивости популяций паразитов рыб. Показано, что главную роль в формировании численности и структуры (морфологической, размерной и возрастной) популяции паразита играют биоценоотические условия обитания хозяина и процессы, определяющие состояние и динамику водных сообществ.

Устойчивость — кардинальное свойство биологической системы, которое позволяет ей выдерживать изменения, создаваемые внешними воздействиями, или сопротивляться им. Каждый вид экологически достаточно совершенен, чтобы противостоять неблагоприятным абиотическим и биотическим воздействиям. Способы, пути и механизмы достижения устойчивости разнообразны и направлены на оптимальное соответствие популяции условиям ее обитания. Выявление разных экологических стратегий устойчивости, обеспечивающих выживание, — одна из интереснейших задач современной экологии (Одум, 1986).

Характер отношений свободноживущих видов и паразитов с внешней средой различен. Взаимодействие свободноживущих видов животных и растений и среды их обитания имеет одно главное направление: организм приспосабливается к условиям среды. Среда не может адаптироваться, за исключением тех случаев, когда, например, растения за определенный период времени формируют новые условия и характеристики почвы. Паразиты как экологический феномен представляют собой группу животных, освоивших иную — живую, среду обитания, взаимодействие с которой происходит как взаимная адаптация паразита и хозяина при антагонистическом характере отношений (Филиппенко, 1937). Устойчивость для паразитических животных означает установление равновесия в паразито-хозяинных отношениях, а изучение устойчивости паразитов представляет собой выявление адаптивных реакций паразита и хозяина.

Популяционный анализ паразито-хозяинных отношений предполагает рассмотрение этого явления в двух взаимодействующих уровнях. На организ-

менном (индивидуальном) уровне решается вопрос особенностей сосуществования отдельных особей или видов паразита, их взаимодействия друг с другом и с местом их обитания — хозяином. Популяция хозяина, представленная как незараженными рыбами, так и зараженными тем или иным количеством видов или особей паразитов, является частью водного сообщества и обеспечивает сохранение и поддержание численности паразитов.

Изучению паразито-хозяинных отношений на индивидуальном уровне посвящено большое число работ (Шульц, Гвоздев, 1976). Популяционное направление в ихтиопаразитологии в основном представлено исследованиями сезонной динамики численности паразитов (Евланов, 1996). Значительно меньше внимания уделено вопросам устойчивости популяций к воздействию факторов среды. Многолетние исследования численности *Ligula intestinalis* и *Pomphorynchus laevis* (Kennedy, Rumpus, 1977; Kennedy, Burrough, 1981) выявили тенденцию к стабильности популяций этих видов паразитов. При изучении паразитов ряпушки *Coregonus albula* было установлено, что более устойчивы к воздействию абиотических факторов (температуре и уровенному режиму водоема) популяции видов с длительными и сложными циклами развития — трематоды *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum conostomum* и *Tylodelphys clavata* (Аникиева и др., 1983). Устойчивыми компонентами водных сообществ являются гельминты, ассоциированные с окунем: цестоды *Triaenophorus nodulosus* и *Proteocephalus percae*, трематода *Bunoderia luciopercae*, скребень *Acanthocephalus lucii*, нематода *Camallanus lacustris* (Ройтман, Цейтлин, 1981; Ieshko et al., 1989).

Таблица 1. Зараженность окуня *Proteocephalus percae* в водоемах разного типаTable 1. Infestation of perch *Proteocephalus percae* in different water bodies

Водоем	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	ИО, экз.	Дата взятия материала
Урос	57	1–10	1,8	7.06.87
Вендюрское	59,5	2–44	5,7	1.06.86
	75,0	1–58	7,1	4–6.06.87
Ламба	63,5	1–32	5,1	19.06.87

Цель настоящей работы – анализ популяционных аспектов изучения устойчивости паразитарных сообществ на примере типичного паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae*. Как и его хозяин – обыкновенный окунь *Perca fluviatilis*, *P. percae* имеет обширный ареал. В водоемах Карелии встречается почти повсеместно от крупных водоемов до маленьких лесных ламб. Зараженность окуня *P. percae*, как правило, невысока (Румянцев, Иешко, 1997). Биология паразита хорошо изучена. Цикл развития включает одного промежуточного хозяина – представителей отрядов *Calanoida* и *Cyclopoida*.

Материалы и методы

Материалом послужили сборы цестод *P. percae* из окуня трех водоемов Вохтозерско-Вендюрской группы озер (Южная Карелия), различающихся комплексом абиотических (основными гидрологическими показателями) и биотических (составом рыбного населения) факторов.

Из них озеро Вендюрское – более крупное (площадь 1,1 км²) и глубокое (средняя глубина 6,2 м) с неустойчивой стратификацией в летнее время и сравнительно разнообразным составом гидробионтов. Ихтиоценоз включает 14 видов рыб. Среди них встречаются специализированные планктофаги (ряпушка, укля, молодь других видов рыб), бентофаги (лещ, ерш) и хищники (щука, налим, язь). Оз. Урос (площадь 4,3 км², средняя глубина 2,5 м) – эпитермический водоем с ограниченным составом флоры и фауны и повышенными темпами продуцирования на всех трофических уровнях. В составе ихтиоценоза – 4 вида (ряпушка, окунь, щука, ерш) (Бушман, 1976). Третий водоем – ламба дистрофного типа с низкой продуктивностью. Из рыб обитает только окунь.

Гельминтологическое вскрытие рыб проводили в июне 1986–1987 гг. По уровню паразитарной нагрузки рыбы были разделены на 4 группы: свободные от паразита, с низким количеством гельминтов (1–5 экз.), средним (6–10 экз.) и высоким (более 10 экз.). У гельминтов учитывали стадию развития и размеры. Различали неполовозрелых, половозрелых (со сформированными репродуктивными органами) и зрелых особей (с яйцами). Зрелые гельминты распределялись на три группы: мелкие – до 2 см длиной, средние – 2–3 см и крупные – более 3 см. Всего из оз. Вендюрского исследовано 59 экз. окуней и 200 экз. цестод, из оз. Урос – 50 экз. окуней и 80 экз. цестод, из ламбы – 47 экз. окуней и 150 экз. цестод.

Результаты

Установлено, что популяции *P. percae* в изучаемых водоемах характеризовались специфическими параметрами численности. Минимальные показатели отмечены в оз. Урос, максимальные – в оз. Вендюрском, в ламбе они занимают промежуточное положение. В оз. Вендюрском выявлены межгодовые колебания численности *P. percae* (табл. 1).

Распределение численности *P. percae* было агрегированным во всех водоемах. Доля свободных от паразита рыб в разных озерах варьировала от 25 до 43%. Рыбы с минимальной паразитарной нагрузкой составляли от 30 до 50% от общей численности популяции. Однако характер агрегированности паразита в изучаемых водоемах был различен. В оз. Урос кривая распределения численности *P. percae* была наиболее близка к нормальной, в ламбе и особенно в оз. Вендюрском агрегированность гельминтов была четко выражена. Показатели распределения численности *P. percae* в оз. Вендюрском в разные годы существенно менялись (рис. 1). Обнаружена разница в соотношении рыб с разной интенсивностью заражения гельминтом. В оз. Урос около 90% популяции было сосредоточено в хозяевах с минимальной интенсивностью заражения (1–5 экз.), причем чаще всего встречались по 1–2 экз. гельминтов. В ламбе соотношение группировок рыб с разной интенсивностью заражения (низкой, средней и высокой) было наиболее выраженным, в оз. Вендюрском оно занимало промежуточное положение (рис. 2).

Популяции *P. percae* имели сложную возрастную структуру и были представлены неполовозрелыми, половозрелыми и зрелыми (с яйцами) гельминтами. Численность и соотношение возрастных группировок *P. percae* в водоемах были различны. В оз. Урос 95% численности паразита представляли половозрелые и зрелые особи, в оз. Вендюрском эти группировки составляли 75% численности, а в ламбе только 30%.

Размеры гельминтов в значительной степени зависели от их стадии развития, но и в рамках одной возрастной группы они широко варьировали. Наиболее изменчивы зрелые цестоды. Минимальные и максимальные размеры особей в этой группе цестод различались в 10–15 раз. Пределы варьирования размеров неполовозрелых и половозрелых особей были значительно уже (2–5 раз). Установлены различия в пределах варьирования размеров зрелых гельминтов, модальных классах, степени асимметрии (рис. 3) и соотношении

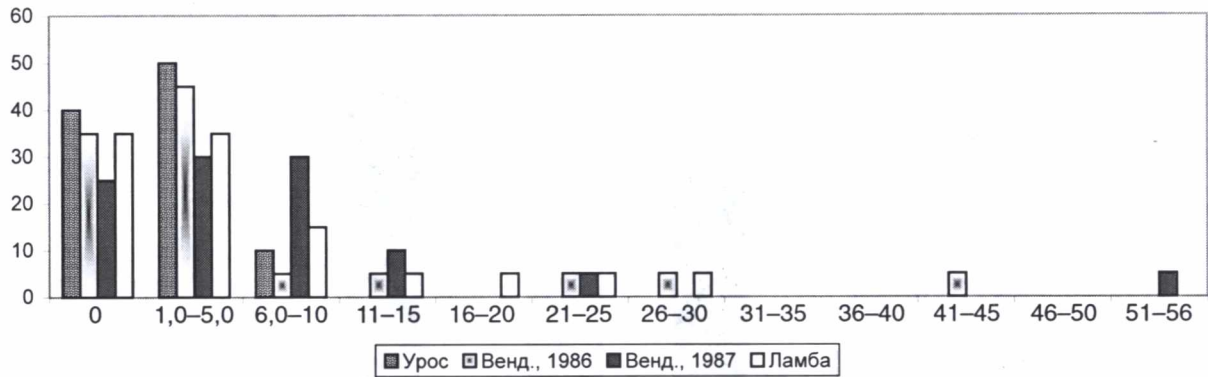


Рис. 1. Распределение численности *Proteocephalus percae* в разных водоемах
 Fig. 1. Frequency distribution of the number of *Proteocephalus percae* in different lake

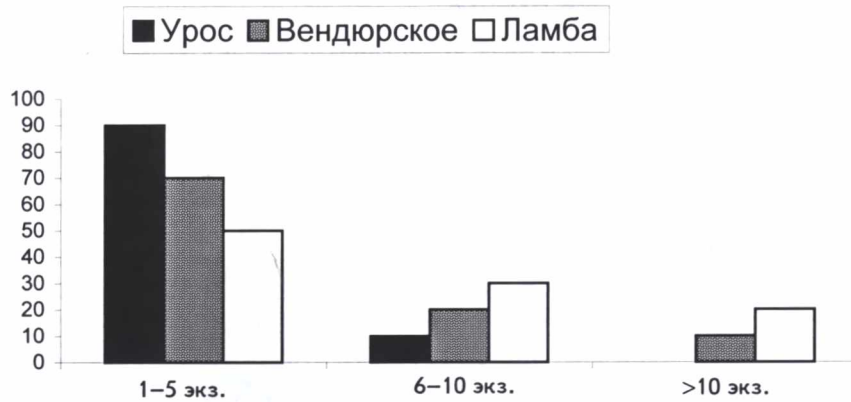


Рис. 2. Соотношение рыб с разной интенсивностью заражения *Proteocephalus percae* в разных водоемах

Fig. 2. Ratio of fishes with different degree infection with *Proteocephalus percae* in different lakes

по оси абсцисс – число гельминтов; по оси ординат – встречаемость, %

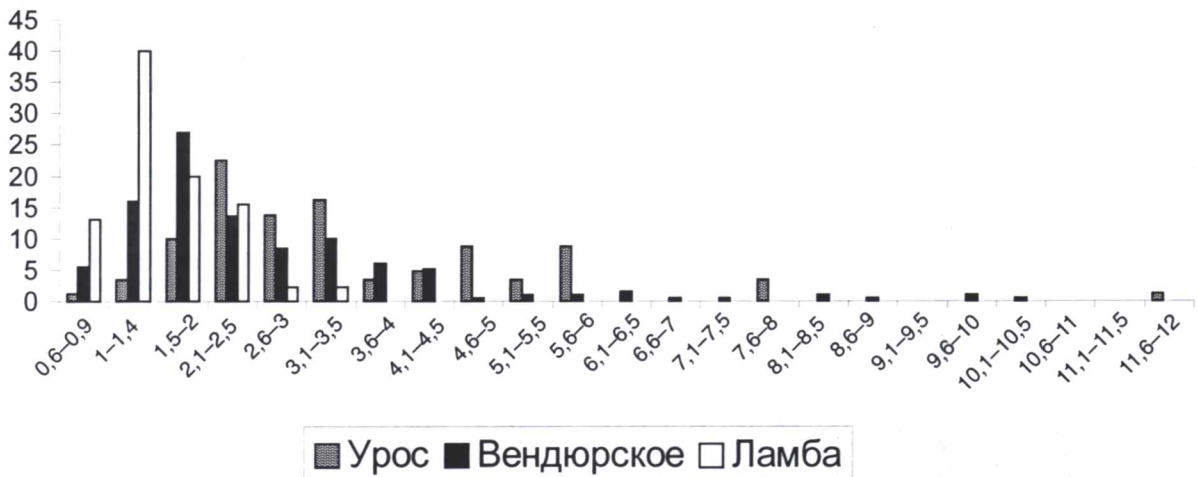


Рис. 3. Гистограмма размерной структуры популяций *Proteocephalus percae* в различных водоемах

Fig. 3. Size structure of *Proteocephalus percae* populations in different lakes

по оси абсцисс – длина гельминтов, см; по оси ординат – встречаемость, %

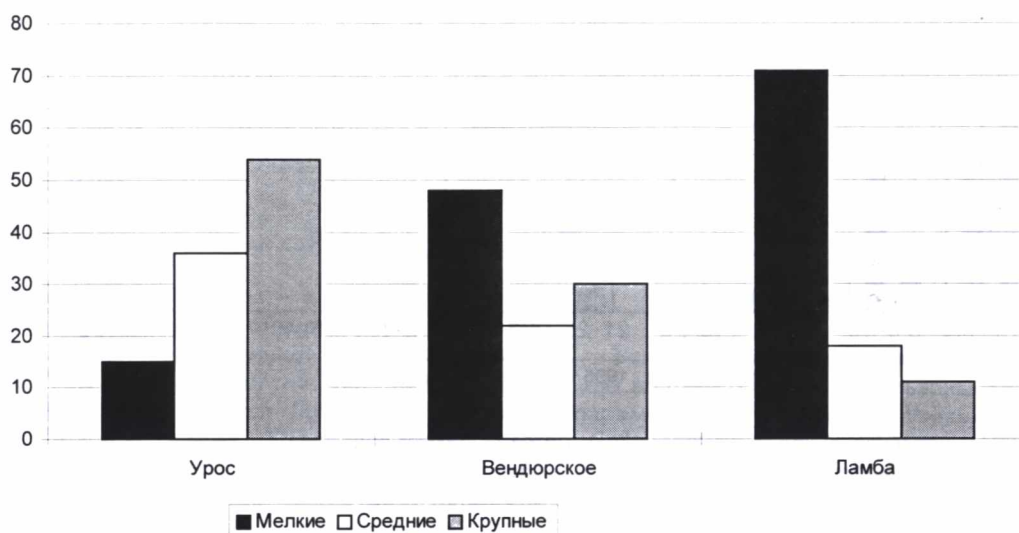


Рис. 4. Соотношение разноразмерных групп *Proteocephalus percae* в различных водоемах
Fig. 4. Ratio of different size groups of *Proteocephalus percae* in different lakes

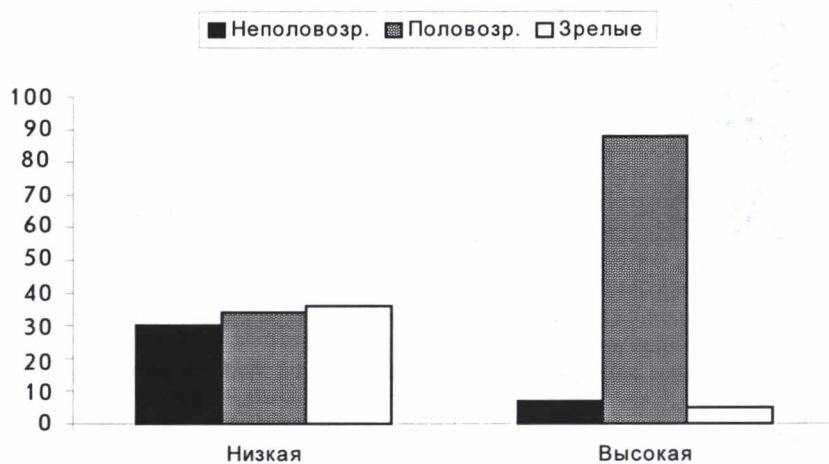


Рис. 5. Влияние плотности на возрастную структуру группировок *Proteocephalus percae* (оз. Вендюрское)
Fig. 5. Influence of density on the age structure of *Proteocephalus percae* (lake Wendjurskoe)

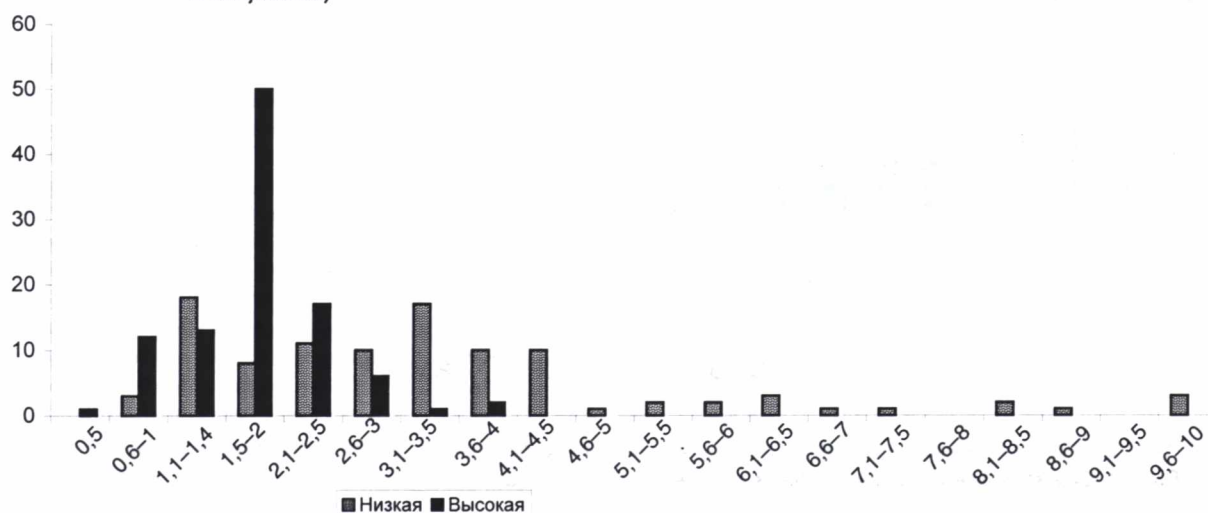


Рис. 6. Влияние плотности на размеры группировок *Proteocephalus percae* (оз. Вендюрское)
Fig. 6. Influence of density on the size of *Proteocephalus percae* (lake Wendjurskoe)

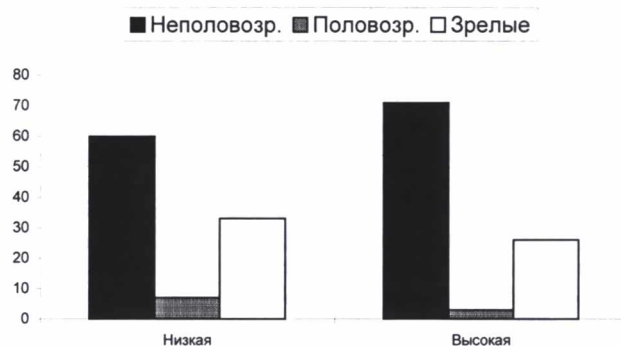


Рис. 7. Влияние плотности на структуру группировок *Proteocephalus percae* (ламба)

Fig. 7. Influence of density on the age structure of *Proteocephalus percae* (Pond)

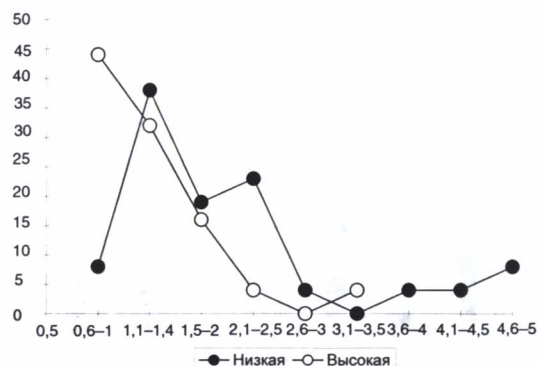


Рис. 8. Влияние плотности на размеры *Proteocephalus percae* (ламба)

Fig. 8. Influence of density on the size of *Proteocephalus percae* (Pond)

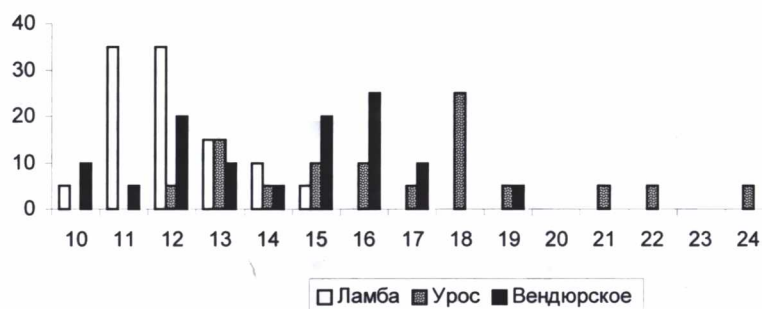


Рис. 9. Размерная структура окуня в изучаемых водоемах

Fig. 9. Frequency distribution of sizes (AD, cm) in *Perca fluviatilis* from different water bodies

по оси абсцисс – длина (AD), см; по оси ординат – встречаемость, %

разноразмерных групп (рис. 4): в оз. Урос преобладали крупные цестоды со средними значениями $3,7 \text{ см} \pm 0,25$; в оз. Вендюрском и ламбе – мелкие со средними размерами $1,7 \text{ см} \pm 0,1$ и $1,6 \text{ см} \pm 0,15$. Распределение значений размеров гельминтов из крайних выборок (из оз. Урос и ламбы) в пространстве двух признаков (длины и ширины) выявило слабую перекрываемость популяций *P. percae*.

Анализ возрастной и размерной структуры группировок *P. percae* с разной численностью в одной особи хозяина выявил наличие эффекта плотности. В двух группировках рыб из оз. Вендюрского с интенсивностью заражения 1–18 экз. (в среднем 3,5) и 26–44 экз. (в среднем 30) он проявлялся в изменении соотношения численности половозрелых и зрелых гельминтов и уменьшении их размеров (рис. 5, 6). В ламбе в группировках со сходной численностью: низкой (1–13 экз., в среднем 5) и высокой (19–30 экз., в среднем 27) эффект плотности выражен значительно слабее: не обнаружено усиления задержки в развитии гельминтов из разных группировок, отмечено лишь изменение модальных классов в размерной характеристике цестод (рис. 7, 8). В оз. Урос максимальное количество гельминтов в одной особи хозяина

составило 10 экз. Все цестоды были с яйцами, из них 9 экз. были крупными, а один имел средние размеры (2 см).

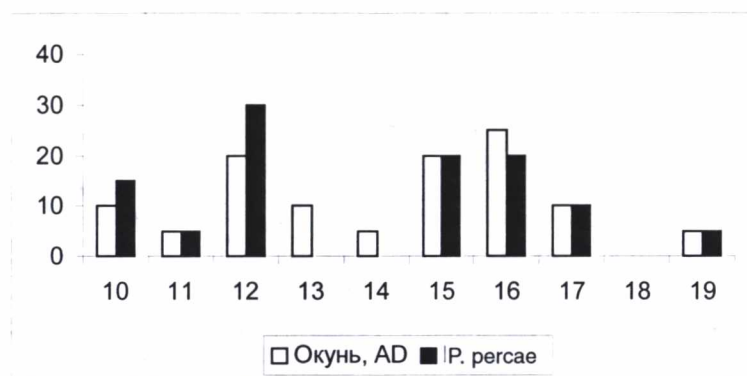
Популяции окуня в изучаемых водоемах имели разную размерную структуру. В оз. Урос она была представлена длинным размерным рядом с преобладанием одной группы рыб длиной 18 см. В оз. Вендюрском размерный ряд значительно короче, чаще других встречались две группы рыб – 12 и 16 см. В ламбе структура окуня наиболее проста и включала минимальное число групп, наиболее часто встречались окуни длиной 11–12 см (рис. 9).

Распределение зараженных и незараженных группировок рыб в разных водоемах существенно различалось. В оз. Урос рыбы с паразитами принадлежали преимущественно к младшим возрастным группам. В оз. Вендюрском и особенно в ламбе цестоды относительно равномерно встречались во всех возрастных группах хозяина (рис. 10).

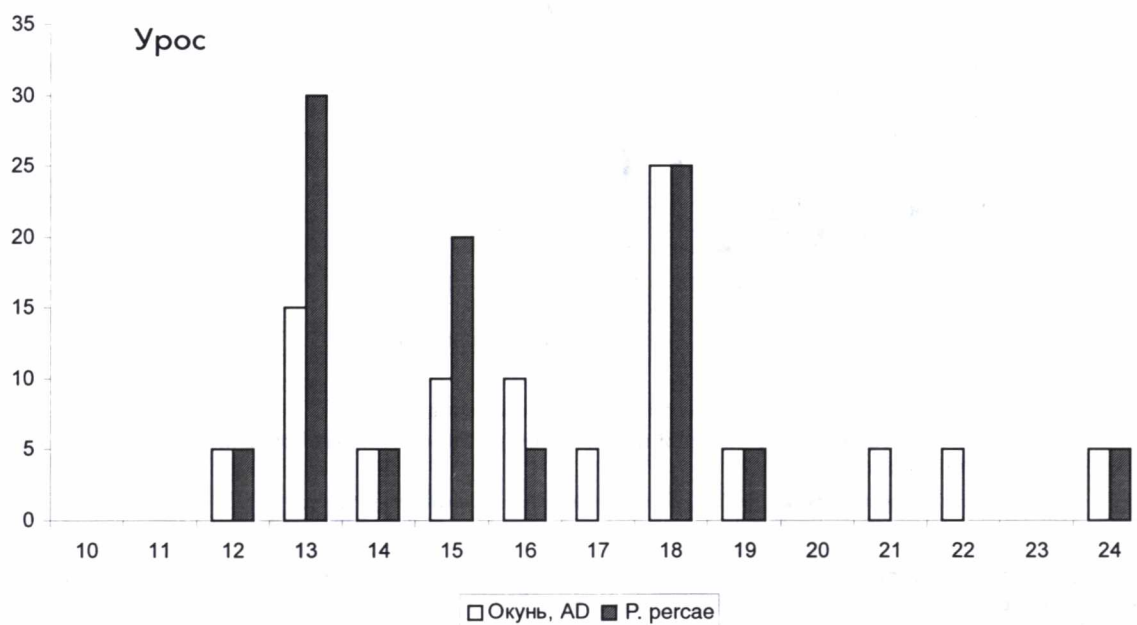
Обсуждение

Проведенное нами изучение численности, возрастной и размерной структуры цестоды *P. percae* и сопоставление полученных результатов с размерной структурой его хозяина – обыкновенного

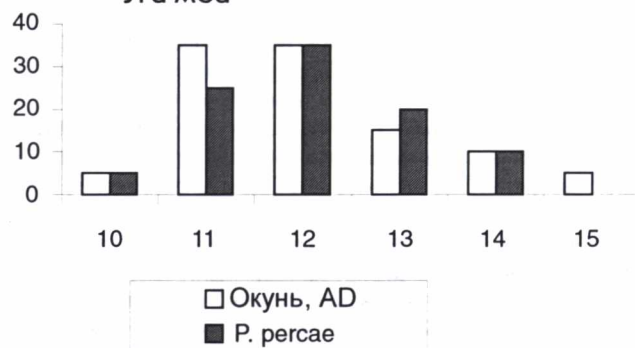
Вендюрское



Урос



Ламба

Рис. 10. Встречаемость *Proteocephalus percae* в окуне из разных водоемовFig. 10. Occurrence of *Proteocephalus percae* in perch from different water bodies

окуня выявило различия в популяционных показателях хозяина и паразита в типологически различающихся водоемах.

Полученные результаты показывают, что стартовые параметры существования популяций хозяина и паразита определяются биоценотическим уровнем. Структура популяции окуня связана с особенностями его существования и пищевым рационом. Окунь — вид со смешанным типом питания. В его рационе присутствуют организмы зоопланктона, бентоса и рыба. Младшие возрастные группы окуня питаются зоопланктоном. Половозрелые окуни в возрасте 3–4 лет имеют смешанный тип питания, включающий все три компонента пищи. Рыбы старших возрастных групп хищничают (Решетников и др., 1982). Соотношение этих групп корма в пищевом рационе окуня определяет размерную структуру его популяций: ранний переход на хищное питание вызывает ускорение роста; сохранение высокой роли беспозвоночных в спектре питания окуня после наступления половой зрелости приводит к замедлению темпа роста у рыб старшего возраста (Первозванский, 1986). На структуру популяции окуня влияют также процессы, определяющие состояние и динамику водных сообществ. В оз. Урос доминирует ряпушка крупной формы. Являясь конкурентом окуню в питании планктоном, она снижает выживаемость молоди окуня и формирует своеобразную структуру его популяции, характеризующуюся наиболее крупными размерами. К увеличению средних размеров рыб в этом озере приводит также наличие щуки в ихтиоценозе (Rask, 1983; Жаков, 1984). В сложных сообществах, каким является оз. Вендюрское, окунь делит с другими видами рыб все три экологические ниши и специализируется преимущественно на смешанном питании. Замедление перехода на бентосное питание вызывает снижение темпа его роста в этом водоеме. В ламбе специализированные планктофаги отсутствуют, что отрицательно сказывается на размерной структуре окуня. Специфика водоема в целом как комплекса абиотических и биотических факторов определяет темп роста и размерную структуру окуня: в оз. Урос обитает крупный быстрорастущий окунь, в ламбе — мелкий тугорослый, окунь оз. Вендюрского занимает промежуточное положение.

Особенности развития хозяина в конкретном водоеме приводят к перераспределению популяционных групп рыб, играющих основную роль в поддержании численности паразита и оказывающих влияние на ширину его экологической ниши. В оз. Урос имагинальная часть популяции *P. percae* сосредоточена в младших возрастных группах окуня, что связано с ранним переходом окуня в этом озере на питание бентосом. В оз. Вендюрском и особенно в ламбе в силу низкой продуктивности бентоса (Полякова, Соколова, 1972) все размерно-возрастные группы окуня докармливаются зоопланктоном. Это приводит к повышению численности паразита и относительно равномерной его встречаемости во всех возрастных группах

хозяина. В оз. Вендюрском ведущее значение имеют младшие и средние возрастные группировки окуня, в ламбе в формировании численности *P. percae* участвуют все размерно-возрастные группировки хозяина.

Численность — основной популяционный параметр состояния паразита и паразитарной системы в целом. Численность вида позволяет судить о степени соответствия условий среды его биологическому оптимуму. Высокая численность свидетельствует о процветании вида, в неблагоприятных условиях численность вида уменьшается. Численность паразитов — адаптивный ответ особи хозяина на паразитарное заражение. Соотношение особей с низкой, средней и высокой численностью паразитов характеризует генетическую структуру популяции хозяина. Интенсивность заражения хозяина и характер распределения паразитов на нем — градиент фактора среды, определяемый как уровень восприимчивости к паразиту (Иешко, 1994). Выявленные нами различия в показателях численности и характере частотного распределения *P. percae* свидетельствуют о том, что равновесие паразито-хозяинных отношений в типологически различающихся водоемах устанавливается на разных уровнях численности паразита.

Устойчивость популяций на определенном уровне численности поддерживается гомеостатическими и популяционными реакциями. Гомеостатические механизмы действуют на индивидуальном уровне и направлены на поддержание внутренней среды особи. Важнейшим фактором, оказывающим влияние на морфогенез гельминтов, являются внутривидовые конкурентные отношения, возникающие между особями при высокой их численности (Павловский, Гнездилов, 1949; Фрезе, 1977; Аникиева, Аниканова, 1979 и др.). Полученные нами данные показали, что включение регуляторных механизмов, направленных на сохранение устойчивости популяций, определяется конкретными условиями, формирующими порог чувствительности хозяина. Анализ размерно-возрастной структуры группировок гельминтов из хозяев с разным количеством гельминтов выявил разные внутривидовые отношения в отдельных популяциях *P. percae*. В оз. Урос. с невысокой численностью *P. percae* и наиболее равномерным распределением гельминтов в популяции хозяина конкурентные отношения между особями цестод не выражены. Качественная разнородность популяции *P. percae* сохраняется в пределах нормы реакции генотипа отдельных особей (индивидуальной изменчивости). В оз. Вендюрском и ламбе на нормальное выражение изменчивости накладываются внутривидовые конкурентные отношения *P. percae*, которые проявляются в ограничении численности и размерах гельминтов. Подключение внутривидовых конкурентных отношений к регуляции численности *P. percae* приводит к выравниванию числа зрелых гельминтов, несмотря на различия в численности и возрастной структуре отдельных популяций.

Таблица 2. Некоторые популяционные параметры *Proteocephalus percae* в водоемах разного типаTable 2. Some population parameters of *Proteocephalus percae* in different water bodies

Водоем	Индекс обилия половозрелых гельминтов, экз.	Размеры, см	Рождаемость, млн. яиц
Урос	1,0	3,74	1,83
Вендюрское	4,0	1,68	3,32
Ламба	1,5	1,59	1,18

Устойчивость и лабильность паразитарной системы определяется адаптацией паразитов к экологии, этологии и физиологии хозяев (Добровольский и др., 1994). На популяционном уровне механизмы устойчивости направлены на создание условий, обеспечивающих соответствие параметров рождаемости и смертности. Ранее (Ieshko, Anikieva, 1992) было установлено, что средняя плодовитость *P. percae* на 1 см стробилы составляет 4900 яиц. Сопоставление средних размеров зрелых цестод с их численностью и плодовитостью показало, что гельминты из оз. Урос обладают более высоким репродуктивным потенциалом по сравнению с двумя другими водоемами. Однако низкая численность зрелых цестод нивелирует эти усилия. В результате потенциальная скорость роста популяции *P. percae* в оз. Урос вдвое ниже, чем в оз. Вендюрском. В ламбе показатели рождаемости – минимальные (табл. 2). Устанавливаемое равновесие приводит к оптимальному соответствию состояния популяции условиям биоценоза. Нами установлено также, что при обитании гельминтов в неблагоприятных для роста и развития условиях (например, в тугорослом окуне) наблюдается выравнивание зараженности хозяина (усреднение показателей интенсивности). В результате происходит снижение значимости эффекта плотности – конкурентности. Это явление можно считать важным специфическим механизмом, свойственным популяциям в климатических сообществах.

Анализ полученных нами материалов показал, что хозяин играет ведущую роль в установлении паразито-хозяинных отношений и на индивидуальном уровне и на популяционном. Территориальными и пространственными аспектами популяции паразита являются группировки хозяина, которые колонизируются особями паразита. В отдельных системах паразит – хозяин отношения складываются заново. В связи с этим на индивиду-

альном уровне не существует специализации паразита ни к выживаемости, ни к закреплению устойчивости. Именно хозяин определяет уровень, на котором включаются регуляторные механизмы, направленность и сила их воздействия. На популяционном уровне размерная структура хозяина является одним из основных факторов, определяющих размерно-возрастную структуру паразита – важнейшую характеристику популяции, которая как динамичный параметр отражает любые изменения среды. Различия в соотношении пререпродуктивных и репродуктивных группировок гельминтов и их размерах в разных водоемах связаны с несоответствием между интенсивностью размножения паразитических организмов и возможностью развития в хозяине – наличными средствами к существованию. Перестройка популяции является основным механизмом устойчивости и приспособления паразита к конкретным условиям среды.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что в формировании устойчивости популяций паразитов рыб участвуют разнообразные гомеостатические, внутри- (внутривидовые) и межпопуляционные (межвидовые) механизмы. Гомеостатические реакции особей гельминтов вызывают изменения морфогенеза, т. е. затрагивают структуру и функцию организма в соответствии со специфическими условиями среды. Включение гомеостатических реакций и их величина зависят от индивидуальных особенностей хозяина, в связи с чем индивидуальные отношения партнеров в системе паразит – хозяин могут быть неустойчивыми и зависеть от состояния хозяина. Изменение стадии развития и размеров особей в масштабе группировки приводит к изменению ее размерно-возрастной структуры, т. е. качественного свойства, которое можно оценивать только на уровне популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Аникиева Л. В., Аниканова В. С. Особенности развития и внутривидовые взаимоотношения *Diphyllobothrium latum* при разной интенсивности заражения песцов // Клинико-биохимические аспекты нормы и патологии пушных зверей. Петрозаводск, 1979. С. 131–138.

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.

Бушман Л. Г. Зоопланктон как кормовая база крупной ряпушки в озерах Вендюрской группы (Южная Карелия):

Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1978. 24 с.

Добровольский А. А., Евланов И. А., Шульман С. С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 5–45.

Евланов И. А. Популяционная паразитология рыб вчера и сегодня // Вопросы популяционной биологии паразитов. М., 1996. С. 61–73.

Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984. 143 с.

- Иешко Е. П. Паразитарные системы и пространственная структура популяции гельминтов рыб // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 178–190.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1986. 736 с.
- Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. Фактор множественности при экспериментальном заражении лентецом широким // ДАН СССР. Нов. сер. 1949. Т. 67, вып. 4. С. 755–758.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск, 1986. 216 с.
- Полякова Т. Н., Соколова В. А. Бентофауна озер Вендюрской группы // Тез. отчетной сессии Учен. совета СевНИОРХа по итогам н.-и. работ за 1971 г. Петрозаводск, 1972. С. 74–77.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982. 247 с.
- Ройтман В. А., Цейтлин Д. Г. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах // Гельминты в пресноводных биоценозах. 1982. С. 146–193.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск, 1997. 119 с.
- Филипченко А. А. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины // Проблемы общей паразитологии. Л.; М., 1937. С. 4–14.
- Фрезе В. И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН. 1977. Т. 27. С. 174–205.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М., 1976. 245 с.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V., Evseyeva N. V. Characteristics of the parasite fauna of the perch in small lakes // Parasites of freshwater fishes of north-west Europe. Petrozavodsk, 1989. P. 5–13.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae* a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis* take as an example // Ecology of parasitology. St.-P.; Petrozavodsk, 1992. Vol. 2. P. 135–149.
- Kennedy C. R., Rumpus A. Long-term changes in the size of the *Pomphorynchus laevis* (Acanthocephala) population in the river Avon // J. Fish. Biol. 1977. Vol. 10. P. 35–42.
- Kennedy C. R., Burrough R. J. The establishment and subsequent history of population of *Ligula intestinalis* in roach in Slapton Ley // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19. P. 105–126.
- Rask M. D. Differences in growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) in two small forest lakes // Hydrobiologia. 1983. Vol. 101. P. 139–144.

POPULATION ASPECT IN STUDY OF PARASITE COMMUNITIES IN FISHES, ON THE EXAMPLE OF PROTEOCEPHALUS PERCAE (CESTODA, PROTEOCEPHALIDAE), THE PARASITE OF PERCH

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko

Key words: *Proteocephalus percae*, perch, number, size-age structure, stability.

SUMMARY

The morphological heterogeneity, number and size-age structure of *Proteocephalus percae* from three reservoirs differing in a complex of abiotic and biotic factors have estimated. The intra- and interpopulation mechanisms provided the maintenance of stability of fish parasites populations have been studied. It was shown, that biocenotic conditions of host inhabitation and processes determining the state and dynamics of water communities play the deciding role in forming of number and structure of the parasite populations.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER, 1800) ИЗ ОБЫКНОВЕННОГО ГОЛЬЯНА (*PHOXINUS PHOXINUS*)

Л. В. АНИКИЕВА, Г. Н. ДОРОВСКИХ

Изучены качественные и количественные признаки паразита сиговых рыб *Proteocephalus longicollis* из представителя отряда карпообразных – обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. Выявлено упрощение фенотипической структуры вида за счет выпадения редких вариаций и сужение нормы реакции количественных признаков. Вероятно, отдельные вариации признаков играют неодинаковую селективную роль в адаптивной радиации вида паразита. Они также неравноценны в формировании устойчивости вида к воздействию неблагоприятных для выживания факторов.

В последнее время цестодам *p. Proteocephalus* уделяется много внимания как одной из самых распространенных групп паразитов пресноводных рыб. Интерес к группе связан также с ее практической значимостью, поскольку в литературе неоднократно указывалось о заболеваниях лососевых в естественных и искусственных водоемах, вызванных протеоцефалидами (Аникиева и др., 1996).

Развитие политипической концепции вида у паразитов и применение популяционного подхода к изучению морфологической изменчивости выявили сложную организационную структуру вида и определили роль отдельных гостальных группировок в формировании фенотипического разнообразия вида у протеоцефалид (Иешко, Аникиева, 1980). Новый методологический подход к изучению морфологической изменчивости в совокупности с современными методами молекулярной биологии стал основой для критической оценки систематического статуса протеоцефалид (Scholz, Hanzelova, 1998).

Согласно последней ревизии, в Европе обитает 11 видов цестод рода *Proteocephalus*: *P. ambiguus*, *P. cernuae*, *P. filicollis*, *P. gobiorum*, *P. longicollis*, *P. macrocephalus*, *P. osculatus*, *P. percae*, *P. tetrastomus*, *P. thymalli* и *P. torulosus*. Паразит лососевидных рыб *P. exiguus* La Rue, 1914 признан младшим синонимом *P. longicollis* (Zeder, 1800), а в качестве специфичного паразита корюшки восстановлен *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Scholz, Hanzelova, 1998).

Типичным хозяином *P. longicollis* являются сиговые рыбы – планктонофаги. В соответствии с условиями паразитирования он образует отдельные экологические формы, характеризующиеся специфическим набором вариаций качественных признаков и градаций количественных признаков. Особенности эволюции лососевидных и экологии

отдельных их видов привели к формированию *P. longicollis* – complex, экоформы которого из разных хозяев различаются как хорошие виды, но связаны рядом переходов (Аникиева, 1998; Anikieva, Bylund, 2000).

Как неспецифичный паразит *P. longicollis* встречается у широкого круга хозяев, относящихся не только к разным семействам, но и подотрядам и даже отрядам: миногаобразных, окунеобразных, сельдеобразных, трескообразных (Фрезе, 1965; Margolis, Arthur, 1979). У карповых рыб *P. longicollis* был обнаружен только у озерного гольяна *Phoxinus phoxinus* из р. Охоты (северо-восток Азии). Цестоды находились на стадии плероцеркоида (Пугачев, 1984). При изучении паразитофауны рыб о. Колгуева половозрелые цестоды *p. Proteocephalus* были обнаружены нами у обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. Эта находка представляет интерес с систематической, экологической и эволюционной точки зрения.

Цель настоящей работы – изучение морфологических особенностей и нормы реакции *P. longicollis* в нетипичном хозяине – представителе отряда карповых.

Материалы и методы

Материалом послужили сборы цестод *p. Proteocephalus* из обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*, выловленного в оз. Кривом о. Колгуев, расположенного в Печерской губе (бассейн Баренцева моря). Остров Колгуев сложен мягкими четвертичными породами. Это в основном песчаник и сланцы, количество щебенки незначительно. Остров выше уровня моря на 4–50 м, максимум до 146 м. Озеро Кривое образовалось во впадине рельефа. Ширина озера 1 км, длина 1,5 км, глубина до 2 м, дно песчаное. Лето короткое

Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из обыкновенного гольяна, мкм

Morphometric characters *Proteocephalus longicollis* from *Phoxinus phoxinus*, mkm

Признак	Пределы	M ± m	δ	CV
Длина членика	270–459	363 ± 11	43	11,8
Ширина членика	270–432	384 ± 12	46	12,1
Число семенников	31–50	41,3 ± 1,9	35	14,3
Диаметр семенников	27–49	33 ± 2	7	21,3
Длина бursы цирруса	135–184	162 ± 4	14	8,6
Ширина бursы цирруса	43–70	54 ± 2	6,7	12,5
Длина яичника	200–286	243 ± 8	25	10,0
Ширина яичника	43–76	54 ± 3	9	17,7
Отношение бursы цирруса к ширине членика	0,37–0,55	0,43 ± 0,01	0,05	11,7

и холодное. Среднемесячная температура в период открытой воды колеблется от 0,3° в мае до 8,3° в июле. В озере помимо гольяна обитают сиг-пыжьян и колюшка девятиглая (Богдановская-Гиенэф, 1938). В июле 1992 г. в оз. Кривом было отловлено 100 экз. гольяна, из которых 20 экз. было исследовано на наличие паразитов. Длина рыб 6,7–7,6 см, вес 22–45 г. В трех гольянах были обнаружены половозрелые цестоды *p. Proteocephalus* с интенсивностью 1, 2, 3 экз. Определение вида паразита проводилось по определителю (Scholz, Hanzelova, 1998). Фенотипическая изменчивость изучалась по качественным (форма сколекса, члеников, семенников, лопасти яичника, желточных тяжей) и количественным (длина и ширина сколекса, присосок, стробилы, половозрелых члеников, бursы цирруса, число семенников) признакам (Аникиева, 2000). Поскольку стробила протеоцефалид построена по типу гетерономной метамерии и включает 5 зон, различающихся по состоянию половой системы (Аникиева и др., 1983), учитывалась только зона стробилы, содержащая половозрелые членики. Исследовалось 3–5 члеников от каждой стробилы, что позволило провести статистическую обработку материала. Оценивали степень реализации фенотипа, понимаемую как число вариаций отдельных признаков, обнаруженных в выборке цестод из гольяна и выраженных к числу вариаций, известных для вида в целом (Гиченок, 1995). Количественные признаки обработаны общепринятыми методами биометрии (Ивантер, 1971). Разнородность количественных признаков изучалась с применением шкалы градаций. Оценка разнородности количественных признаков выполнена по Э. Майру (1971). В качестве эталона использована экоформа *P. longicollis* из типичного хозяина – сига *Coregonus lavaretus* из Онежского озера (Аникиева, 2000).

Результаты

По основным систематическим признакам (наличию апикальной присоски, форме и размеру сколекса, расположению боковых присосок, форме члеников, размеру бursы цирруса и отношению длины бursы цирруса к ширине членика, числу семенников) цестоды из обыкновенно-

го гольяна оз. Кривого отличались от типичного паразита карповых рыб *Proteocephalus torulosus* (Batsh, 1786), а также *P. ruzskyi*, описанного Д. А. Размашкиным (1974) для озерного гольяна озер Западной Сибири (Titova, 1946), и были определены нами как *P. longicollis* (Zeder, 1800) = син. *P. exiguus* La Rue, 1914 (рис. 1, табл.).

Установлен полиморфизм двух качественных признаков: формы семенников (округлая, овальная) и формы крыльев яичника (округлая, овальная). Остальные признаки были представлены одной вариацией: члениками квадратной формы, узкой (лентовидной) формой желточных тяжей, мелкими размерами стробилы. Степень реализации фенотипа гольяновой экоформы *P. longicollis* по признакам стробилы и внутренних структур составила 46%. Поскольку форма и размеры сколекса были определены только у одного экземпляра, можно лишь указать, что форма сколекса принадлежит к одной вариации (сколекс простой формы не дифференцирован от стробилы). Количественные признаки имели узкий диапазон варьирования параметров и низкие коэффициенты изменчивости.

При сравнении фенотипической изменчивости признаков *P. longicollis* из гольяна с экоформой из типичного хозяина – сига *Coregonus lavaretus* было установлено упрощение структуры фенотипического разнообразия за счет выпадения редких вариаций. Резкие изменения обнаружены в выраженности абсолютных значений количественных признаков и характере их изменчивости (рис. 2). По степени отклонения экоформы из гольяна от эталонной (экоформы из сига) признаки распались на 3 группы:

- с резким уменьшением значений (более чем в 5 раз) – размеры стробилы (длина, ширина), ширина члеников, длина бursы цирруса и размах крыльев яичника;
- со средним уровнем уменьшения значений (до 3 раз) – число семенников и высота крыльев яичника;

- с минимальным уровнем уменьшения (2 раза) – длина членика и ширина бursы цирруса.

В градах числа семенников наблюдалось сужение значений до одного класса, в длине бursы цирруса – наличие новой градации с меньшими показателями, чем известно для *P. longicollis*.

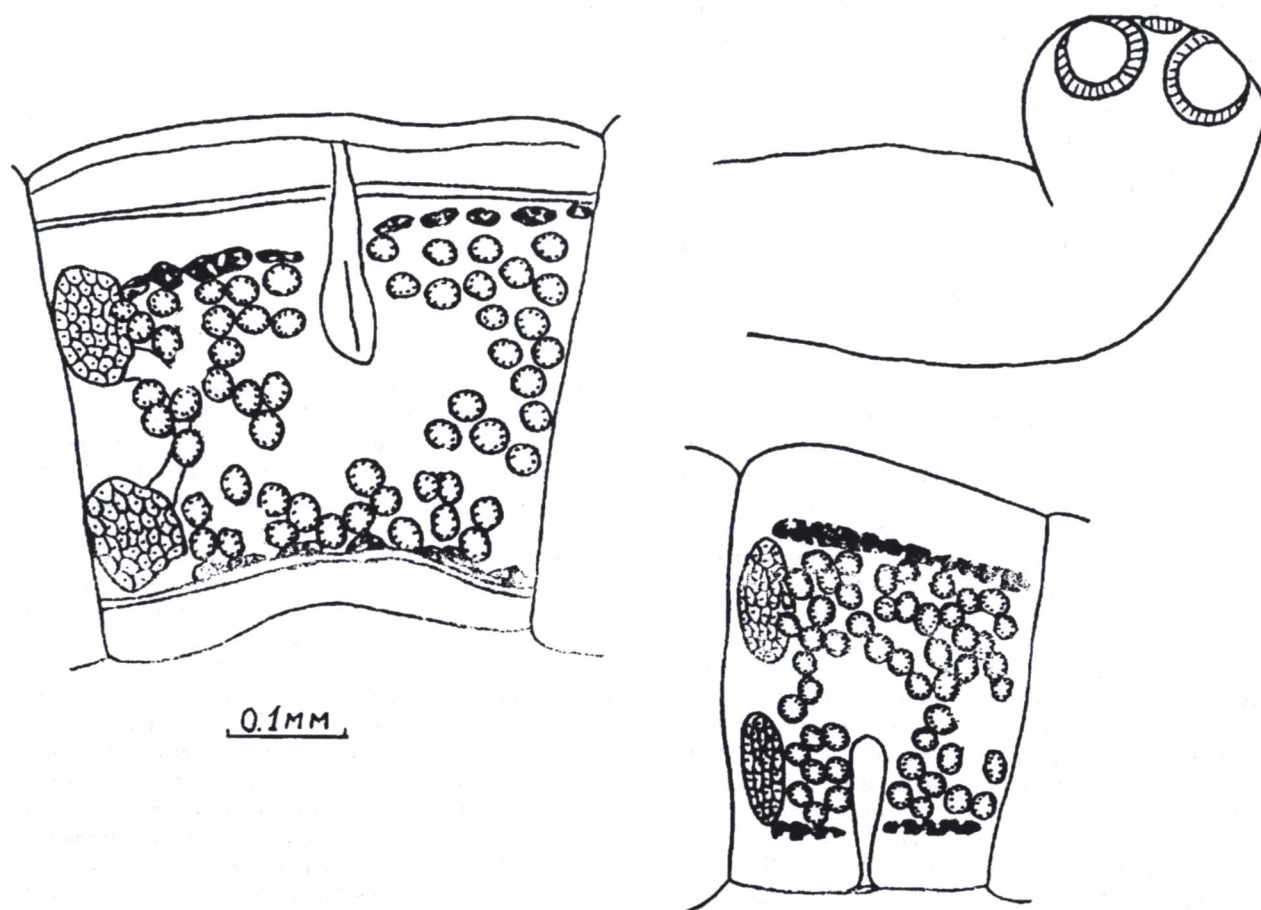


Рис. 1. *Proteocephalus longicollis* из обыкновенного голяна

Fig. 1. *Proteocephalus longicollis* from *Phoxinus phoxinus*

Значительно меньше изменились относительные признаки. В частности, сохранилось разнообразие соотношения длины бursы цирруса и ширины членика (рис. 2).

Обсуждение

Обыкновенный голянь входит в состав р. *Phoxinus* — эволюционно молодого подсемейства *Leuciscinae* и имеет самый обширный ареал среди пресноводных карповых. Он распространен по всей Европе и Северной Азии на юг до бассейна Амура. Это представитель бореально-предгорного комплекса, возникшего в олигоцене — миоцене (Никольский, 1953), который сформировался в одной ландшафтной зоне с бореальным равнинным комплексом. Голянь предпочитает чистые водоемы с выраженным течением и обитает часто в сообществе с форелью и голецом. В экологическом отношении этот вид относится к группе ельцепоподобных (голавлепоподобных) рыб, специализированных менее других карповых. Голянь всеяден, питается диатомовыми и десмидиевыми водорослями, личинками

различных насекомых и заглатывает все съедобное, что несет в толще воды (Жизнь животных, 1971).

Паразитофауна голяня характеризует его как типичного бентофага с широким набором паразитов карповых рыб. Однако большинство видов, обнаруженных у голяня, паразитируют у рыб различных семейств и отрядов. В водоемах Кольского Севера и северо-востока Азии у голяня встречаются цестоды *Triaenophorus nodulosus* L., *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus* sp., а также специфичные паразиты лососевидных рыб *Henneguya zschokkei* и *Metechinorhynchus salmonis*, что указывает на питание голяня копеподной группой зоопланктона и совместное обитание с лососевидными рыбами (Пугачев, 1984; Митенев, 2000).

В исследованном нами оз. Кривом паразитофауна голяня и сига крайне обеднена (Доровских, 1996). Суровые климатические условия Севера и бедная кормовая база вынуждают голяня докармливаться зоопланктоном, а мелководность водоема приводит к сближению экологических ниш обитающих в озере рыб — сига и голяня. Эти

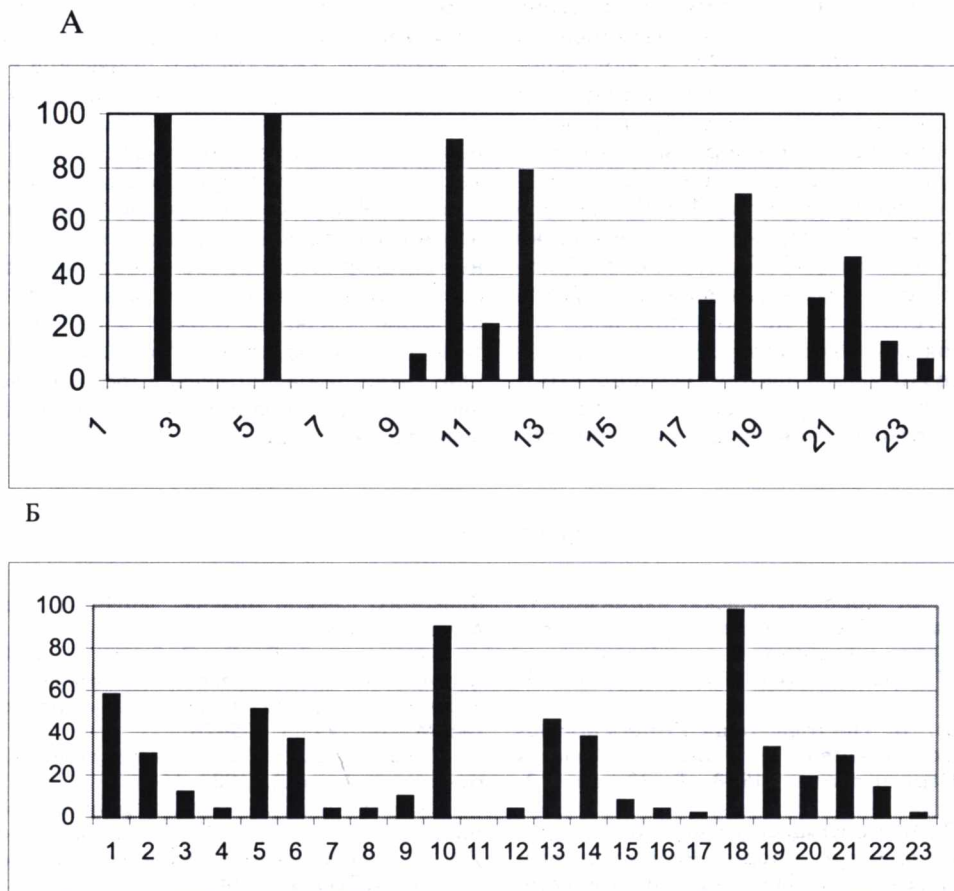


Рис. 2. Разнородность признаков *Proteocephalus longicollis* из гольяна (А) и сига (Б)
Fig. 2. Morphological diversity of *Proteocephalus longicollis* from *Phoxinus phoxinus* (A) and *Coregonus lavaretus* (B)

градации признаков: форма члеников – короткая широкая (1), квадратная (2), удлинённая (3); число семенников – до 30 (4), 31–50 (5), 51–70 (6), 71–90 (7), 91–110 (8); форма семенников – овальная (9), округлая (10); длина бursy цирруса (мкм) – 10–15 (11), 16–20 (12), 21–25 (13), 26–30 (14), 31–35 (15), 36–40 (16); форма лопасти яичника – округлая (17), овальная (18); отношение длины бursy цирруса к ширине членика – 0,3–0,35 (19), 0,36–0,4 (20), 0,41–0,45 (21), 0,46–0,5 (22), 0,51–0,55 (23)

экологические факторы способствуют попаданию *P. longicollis* в не типичного для него хозяина.

Известно, что типичная норма реакции признаков (и целостных фенотипов) обеспечивает экологическую и эволюционную пластичность популяции и вида в целом (Шмальгаузен, 1968, 1969; Северцов, Сурова, 1981). При изучении цестод рода *Proteocephalus* из обыкновенной щуки Вохтозерско-Вендюрских озер (Аникиева, 1995) установлено, что разные виды протеоцефалюсов обладают неодинаковой нормой реакции на диапазон биотических условий. Из трех видов протеоцефалюсов, обитающих в этих озерах (*P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae*), наиболее консервативен паразит карповых *P. torulosus*, который ни разу не был обнаружен в не типичных для него хозяевах, наиболее пластичен – *P. longicollis*. Экспансия молодого арктического паразита *P. longicollis* (Шульман, 1958) на представителя карповых – гольяна и достижение в нем половоз-

релости подтверждают широкие адаптивные способности вида. Поскольку численность основного хозяина – сига в оз. Кривом невелика и из-за суровых условий непостоянна, нахождение паразита в неспецифичном виде хозяина – гольяне создает определенное преимущество для сохранения вида в природе. С эволюционной точки зрения это явление можно рассматривать как одно из звеньев адаптивной радиации: освоение паразитом нового хозяина и внедрение в новую экологическую нишу.

Изучение изменчивости паразитических организмов при попадании в маргинальные (нетипичные) условия позволяет понять отношения между паразитом и хозяином как биологическое явление, выявить реакцию партнеров, а также направленность процессов изменчивости, состоящих в приспособлении организмов к переменам во внешней среде (Догель, 1962). На примере лентецов Европы экспериментально было установлено,

что по мере ослабления облигатности хозяина снижаются показатели трофико-генеративного комплекса признаков (Фрезе, 1977). Сопоставление морфологических особенностей *P. longicollis* из типичного хозяина — сига и разных представителей нетипичных хозяев: озерной расы западноевропейского вида сем. сельдевых — *Alosa fallax* оз. Маджори (Италия) (Pecorini, 1969), хариуса оз. Байкал (Русинек, 1987), обыкновенной щуки озер Карелии (Аникиева, 1995), европейской корюшки Ладожского озера (Аникиева, 1998) и обыкновенного гольяна оз. Кривого показало, что в необычных для вида паразита условиях (корюшка и хариус) резко уменьшаются размеры стробилы, снижаются параметры трофико-генеративного комплекса признаков вплоть до потери спо-

собности к воспроизводству, что свидетельствует об ухудшении физиологических показателей.

Изучение качественных признаков *P. longicollis* из разных категорий хозяев проведено нами впервые. Полученные результаты дополнили представление о характере изменчивости вида у паразитических организмов при попадании в нетипичного хозяина. Установленные различия в частотах встречаемости отдельных вариаций *P. longicollis* из разных категорий хозяев (основного и дополнительно — маргинального) показывают, что отдельные вариации признаков играют неодинаковую селективную роль в адаптивной радиации вида паразита. Они также неравноценны в формировании устойчивости вида к воздействию неблагоприятных для выживания факторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аникиева Л. В. Морфологическая изменчивость цестод рода *Proteocephalus* (Cestoda: Proteocephalidae) при паразитировании в факультативных хозяевах // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 6. С. 505–510.
- Аникиева Л. В. Цестоды рода *Proteocephalus* (Cestoda: Proteocephalidae) из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: Proteocephalidae): Дис. докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 2000. 73 с.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Евсеева Н. В. Современные проблемы изучения протеоцефалид в естественных условиях и при искусственном разведении рыб // Материалы конференции «Систематика, таксономия и фауна паразитов». М., 1996. С. 8–9.
- Богдановская-Гиензф И. Д. Природные условия и олени пастбища острова Колгуев // Оленеводство на острове Колгуев. Л., 1938. 162 с.
- Гиченок Л. А. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоол. журн. М., 1995. Т. 74, вып. 8. С. 15–26.
- Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962. 464 с.
- Доровских Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996. С. 31.
- Жизнь животных. М., 1971. Т. 4, ч. 1.
- Ивантер Э. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск, 1971. 64 с.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 422–426.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.
- Митенев В. К. Паразиты карповых рыб Cyprinidae Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). Мурманск, 2000. 84 с.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 65–76.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л., 1984. 156 с.
- Размашкин Д. А. О морфологии *Proteocephalus ruzskyi* (Titova, 1946) (*Proteocephalata* Spassky, 1957) // Тр. НИИ биологии и биофизики Томского университета. 1974. Вып. 3. С. 54–55.
- Русинек О. Т. О цестодах рода *Proteocephalus* — паразитах рыб озера Байкал // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 127–133.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптации популяции // Журн. общей биологии. 1981. Т. XLII, № 2. С. 181–192.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Фрезе В. И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН. Цестоды и трематоды. 1977. Т. 27. С. 174–205.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., 1968.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958. С. 184–230.
- Anikieva L. V., Bylund B. Phenotypic variability *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) from *Salmo salar*. // Atlantic salmon. Abstracts international conf. Petrozavodsk, 2000. P. 66.
- Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada. Ottawa, 1979. 268 p.
- Pecorini M. G. Larve bi cestodi nei copepodi del Lago Maggiore // Mem. Ist. Ital. idrobiol. 1969. P. 213–238.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha, 1998. 118 p.

**PHENOTYPIC VARIABILITY OF PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
IN PHOXINUS PHOXINUS**

L. V. Anikieva, G. N. Dorovskikh

Key words: reaction norm, nontypical host, quantitative and qualitative features.

SUMMARY

In present study the quantitative and qualitative characters of salmonoid fishes parasite *P. longicollis* from minnow *Phoxinus phoxinus* were studied. Simplification of phenotypic structure of species was revected. The reasons are the disappearance of rare variations and narrowing of reaction norm for quantitative features.

ФАУНА ПОЧВООБИТАЮЩИХ НЕМАТОД В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ БИОЦЕНОЗАХ КАРЕЛИИ

Л. И. ГРУЗДЕВА

Анализируется фауна почвообитающих нематод лесных, луговых биоценозов, агроценозов Карелии. Отмечается увеличение разнообразия фауны естественных ненарушенных биоценозов в направлении с севера на юг Карелии и с запада на восток. Антропогенное влияние сопровождается снижением видового разнообразия фауны, показателей зрелости сообществ нематод, повышением численности паразитических видов в агроценозах.

Территория Карелии представляет интерес как природный регион, где многие организмы встречаются на границе ареала их распространения. В Карелии также сохранились биотопы, не подвергающиеся явному антропогенному влиянию (заповедники, заказники), их флора и фауна может служить эталоном для сравнительного анализа с биоценозами, испытывающими антропогенный пресс. В результате последнего, как известно, состояние экосистем претерпевает серьезные изменения, нарушается естественный баланс видов в фауне, создаются условия для широкого распространения паразитов животных и растений. Так, в Карелии среди паразитов растений значительно расширился ареал картофельной глободеры: 10 лет назад были выявлены отдельные мелкие очаги паразита в западных районах Карелии на границе с Ленинградской областью. В настоящее время отмечено проникновение нематоды в Южную, Восточную Карелию и на север до 63° с. ш.

Почвообитающие нематоды являются неотъемлемым компонентом всех экосистем. Они способны заселять такие среды, где иные обитатели почвы среди животного мира не встречаются. Имеют тесные трофические связи с бактериями, грибами, высшими растениями. Чутко реагируют на изменения параметров почвенных показателей. Территория Карелии мало изучена в отношении нематодофауны. Сельскохозяйственные угодья республики занимают всего 1% ее территории. Имеются данные по видовому разнообразию фауны южных, более заселенных районов с развитым сельским хозяйством. Для биоценозов Западной, Северо-Западной, Восточной Карелии данных по фауне нематод нет.

Материалы и методы исследований

Отбирали почвенные пробы в лесных и луговых биоценозах с помощью почвенного бура ($d = 2$ см), делая множественные уколы на исследуемой тер-

ритории. Получали общий образец, из которого в стационарных условиях получали подобразцы весом 30 г. Из последних выделяли нематод модифицированным методом Бермана при экспозиции 48 часов при комнатной температуре. Фиксировали ТАФ (триэтанолламин + формалин + дистиллированная вода в соотношении 2:7:91). Идентификацию до рода, вида проводили на временных глицериновых препаратах, исследуя не менее 100 особей нематод из одной подпробы. Эколого-трофическое группирование нематод осуществляли по классификации Итса и др. (Yeates et al., 1993). Для характеристики фауны использовали (H') – индекс разнообразия Шеннона (Одум, 1975), (MI) – индекс зрелости сообществ нематод Бонгерса (Bongers, 1990). Последний предложен автором как дополнительный инструмент к индексу разнообразия при описании сообществ нематод. Таксоны нематод располагаются по шкале с-р (первые буквы от названий – колонизаторы-персисторы) со значениями от 1 до 5. Индекс основан на жизненных стратегиях нематод. Типичные колонизаторы имеют короткие жизненные циклы, высокую устойчивость к токсикантам и могут выживать при неблагоприятных условиях среды. По шкале с-р они имеют значения 1,2. Персисторы обладают низкой репродуктивной способностью, повышенной чувствительностью к условиям среды и сокращают численность при стрессовых ситуациях. По шкале с-р имеют значения 4,5. Промежуточные виды обладают показателем 3. Индекс вычисляется как значение взвешенных средних таксонов и предлагается для оценки состояния экосистемы на основе нематодных сообществ.

Результаты и обсуждение

Исследованы естественные биоценозы и агроценозы некоторых районов Карелии с целью сравнения видового состава фауны почвообитающих нематод.

Таблица 1. Сравнительная характеристика фауны нематод лесных биоценозов Карелии (еловые леса)
Table 1. Nematode fauna of Karelian forest biocenoses (spruce forests)

Исследованный биоценоз	Индекс разнообразия фауны нематод (H')	Индекс зрелости сообществ нематод (MI)	Кол-во видов
Заповедник «Кивач», старовозрастный еловый лес	4,35	2,85	52
Пудожский р-н, старовозрастный еловый лес	4,40	2,85	50
Окрестности г. Петрозаводск (еловый лес)	3,30	2,48	34
4-й км от г. Петрозаводск (еловый лес)	1,74	2,20	13

Таблица 2. Сравнительная характеристика фауны нематод луговых биоценозов Карелии, % от фауны
Table 2. Nematode fauna of Karelian meadow biocenoses, % of fauna

Район исследования	Б	М	П	Асп	Пр	Х
Муезерский р-н (север)	76,1	8,8	2,3	4,4	7,1	1,3
Толвоярви (запад)	44,2	15,5	8,7	18,6	11,6	1,4
Пудожский р-н (восток)	41,3	9,7	18,7	15,0	12,7	2,6
Окрестности Петрозаводска	38,5	8,1	7,6	20,3	24,3	1,2
Остров Кижы	64,8	11,5	6,6	3,9	6,8	6,4

Примечание. Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Асп – нематоды, ассоциирующие с растениями (факультативные паразиты), Пр – паразиты растений, Х – хищные.

Естественные биоценозы

А. Исследован видовой состав нематод, их распределение по горизонтам почвы в трех типах леса на территории Западной Карелии и в старых посадках шотландской сосны на территории Финляндии. Выявлено 38 видов нематод из 19 семейств, 7 отрядов. Разнообразие фауны зависело от типа леса, типа лесной подстилки (лишайниковое, моховое, травянистое покрытие). По эколого-трофическому группированию преобладали нематоды с грибным и бактериальным типами трофики. Особенностью лесных почв Карелии по сравнению со средней полосой (Подмосковье) является более низкая плотность заселения их нематодами, обедненность видового состава фауны (38 видов нематод против 78 в Московской области, по данным Е. Н. Романенко, 2000), низкий процент в фауне паразитических видов нематод и хищников. Преобладание бактерио- и микотрофов свидетельствует об активном участии нематод в процессах разложения лесного опада.

Исследование лесных биоценозов, испытывающих антропогенный пресс, показало, что нематоды могут быстро реагировать на воздействия. Сравнение разнообразия фауны, структуры сообществ нематод в ненарушенных и нарушенных подстилках елового леса выявило значительные различия между ними (табл. 1). В старовозрастных ненарушенных еловых лесах очень сходные показатели, характеризующие сообщества нематод, несмотря на пространственную разобщенность биоценозов (западное и восточное побережье Онежского озера). В нарушенных биоценозах (еловые леса вблизи г. Петрозаводск, подвергающиеся вытаптыванию, загрязнению подстилки из-за близости гаражных кооперативов) отмечено снижение разнообразия фауны, более низкие показатели зрелости сообществ нематод. Это свидетельствует о преобладании в фауне менее специализированных видов, которые более устойчивы к неблагоприятным условиям среды (Bongers, 1990).

Б. Исследован видовой состав нематод в луговых биоценозах Западной, Северной, Восточной Карелии. Выявлены 74 вида нематод из 31 семейства, 7 отрядов. Наиболее разнообразен по количеству видов нематод (20) отряд *Tylenchida*. Видовое разнообразие фауны нематод увеличивалось в направлении с севера на юг Карелии и с запада на восток. Отмечены особенности эколого-трофического группирования видов в зависимости от географического расположения луговых биоценозов. В почвах северных лугов преобладали виды нематод с бактериальным типом питания (76% от фауны); в западных – с бактериальным (44%) и грибным (16%); в южных – бактериотрофы (38%) и паразитические виды (24%); в восточных – бактериотрофы (41%) и политрофы (19%) (табл. 2).

В. Карелия обладает уникальными почвами с высоким содержанием углеродистого шунгитового вещества. Они залегают по северному побережью Онежского озера (Заонежье), на о. Кижы. Шунгитовые почвы имеют своеобразный химический состав, классифицируются на основе соотношения углерода и зольных примесей. В них содержится на 1–2 порядка выше подвижных форм калия и фосфора, чем в торфяно-болотных, подзолистых и других типах почв Карелии, целый спектр микроэлементов. Потенциальное плодородие шунгитовых почв высокое. Лимитирующим фактором являются их воднофизические свойства – низкая вододерживающая способность, пылеватость. Фауна нематод луговых биоценозов в районе Заонежья с шунгитовыми почвами и на о. Кижы с дерново-шунгитовыми представлена 46 видами из 32 семейств, 7 отрядов. По разнообразию видового состава 2 отряда *Rhabditida* и *Tylenchida* равнозначны, однако нематоды отряда *Rhabditida* с бактериальным типом трофики более многочисленны и составили 65% от всего количества нематод (табл. 2). Это, вероятнее всего, связано с повышенным содержанием углерода в шунгитовых почвах.

Таблица 3. Численность нематод различных эколого-трофических групп на участке с низким содержанием торфа, %

Table 3. Total nematode abundance of different ecology-trophic groups in the test plot with low peat content, %

Трофическая группа	Год опыта	0	60	120	180	240	300
1. Аср	1-й	1,9	1,9	1,9	1,9	1,9	1,9
	2-й	1,4	4,6	2,7	0,0	0,0	11,8
	3-й	0,9	0,4	0,0	0,4	0,0	0,0
	4-й	0,0	0,0	1,6	0,0	0,6	0,0
2. Пр	1-й	39,4	39,4	39,4	39,4	39,4	39,4
	2-й	3,2	26,9	10,6	22,4	12,5	33,4
	3-й	13,3	16,3	4,6	1,1	7,3	0,8
	4-й	4,0	2,6	12,0	5,7	6,3	5,0
3. М	1-й	17,2	17,2	17,2	17,2	17,2	17,2
	2-й	15,3	8,1	2,7	3,0	2,2	0,0
	3-й	6,2	2,3	0,4	1,1	7,3	8,6
	4-й	11,1	3,9	0,5	5,3	3,3	2,9
4. Б	1-й	41,2	41,2	41,2	41,2	41,2	41,2
	2-й	61,6	42,7	64,1	67,2	70,6	46,5
	3-й	73,3	80,1	93,1	95,2	88,4	90,3
	4-й	82,4	91,4	81,7	75,2	87,3	91,3
5. П	1-й	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
	2-й	18,5	17,7	19,9	7,4	14,7	8,4
	3-й	6,3	0,9	1,9	2,2	0,8	0,3
	4-й	2,5	2,1	4,2	13,8	2,5	0,8

Примечание. Названия трофических групп те же, что в табл. 2; 0, 60, 120, 180, 240, 300 кг/га – дозы ежегодно вносимого удобрения (NPK).

Агроценозы

А. Изучалась фауна нематод при формировании биоценоза на торфяных выработках с их последующим освоением под сенокос. Наблюдения проводились в течение четырех лет. Сравнивались 2 участка, различающиеся остаточной мощностью торфа. Выявлено, что плотность популяций нематод зависит от мощности торфа, возрастая в 3,0–3,5 раза при увеличении его содержания. Видовое разнообразие фауны, эколого-трофическое группирование видов нематод в сообществах также коррелировало с остаточной мощностью торфа. Так, на участке с низкой остаточной мощностью торфа средний показатель количества видов 20, при большем содержании органики – 27. При меньшем содержании торфа в почве отмечалось безраздельное доминирование и в контроле, и во всех вариантах опыта нематод-бактериотрофов (табл. 3). Показатели численности нематод данной трофической группы увеличивались от 1-го к 4-му году наблюдений и имели максимальные значения (до 91%) в варианте с внесением NPK в дозе 300 кг/га.

На участке с более высоким содержанием органики также доминировали бактериотрофы (табл. 4). Однако самые высокие значения их численности достигали уровня 70–78% и отмечались в вариантах с дозами NPK 120, 180, 240 кг/га. В контроле без удобрений количество бактериотрофов снижалось с 51% до 32 от 1-го к 4-му году наблюдений. Вторую позицию на участке с органикой занимали нематоды-политрофы. В исходной фауне они составляли 8%, к четвертому году наблюдений стали доминировать среди других пяти эколого-трофических групп, имея долю в фауне 34% (табл. 4).

Таким образом, стабилизация сообществ почвенных нематод на участках с нарушенным почвенным покровом (в результате промышленной добычи торфа) в условиях Карелии происходит медленно. На протяжении четырех лет наблюдений в фауне преобладали виды нематод с бактериальным типом питания, считающиеся пионерными видами при заселении новых территорий. Нематоды других трофических групп составляли незначительную долю от фауны (в сумме до 12%), тогда как в естественных биоценозах с торфяной почвой это соотношение обычно 60–70% к 40–30%.

Б. В условиях Карелии получение достаточно стабильных урожаев сельскохозяйственных культур возможно лишь при внесении в почву минеральных и органических удобрений. Поэтому фактор удобрения выступает одним из главных антропогенных факторов, воздействующих на агроценозы. Мы провели анализ состояния сообществ почвенных нематод при различном фосфатном режиме торфяных низинных почв (низком, среднем, высоком) в условиях полевого эксперимента. Фауна нематод представлена 45 видами из 34 родов, 20 семейств, 7 отрядов. Наименьшее видовое разнообразие отмечено в первый год исследования, когда травяной покров начинал формироваться (на низком фоне 26 видов, среднем – 20, высоком – 24). В последующие годы видовой состав сообществ нематод обогатился и имел высокие показатели (35 видов) на участке с высоким фосфатным фоном. Доминирующим отрядом во все сроки наблюдения являлся отряд *Rhabditida*. Численность рабдитид возрастала при увеличении содержания фосфатов в торфяной почве, но снижалась к третьему и четвертому годам эксперимента. На второй

Таблица 4. Численность нематод различных эколого-трофических групп на участке с более высоким содержанием органики (торфа), %

Table 4. Total nematode abundance of different ecology-trophic groups in the test plot with a higher peat content, %

Трофическая группа	Год опыта	0	60	120	180	240	300
1. Аср	1-й	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2
	2-й	18,8	6,7	10,4	16,9	22,0	11,4
	3-й	9,6	12,9	5,2	1,2	4,5	7,9
	4-й	6,1	22,4	1,7	1,8	2,9	9,9
2. Пр	1-й	24,9	24,9	24,9	24,9	24,9	24,9
	2-й	4,8	7,6	6,7	18,3	18,3	12,1
	3-й	8,4	4,0	10,4	10,6	4,1	11,1
	4-й	7,4	5,4	9,5	5,3	6,3	6,5
3. М	1-й	12,6	12,6	12,6	12,6	12,6	12,6
	2-й	11,7	8,8	3,4	5,4	11,9	10,2
	3-й	17,1	15,0	9,8	7,6	11,3	6,9
	4-й	20,1	10,8	4,6	5,9	5,9	7,6
4. Б	1-й	51,4	51,4	51,4	51,4	51,4	51,4
	2-й	57,4	70,9	69,9	50,1	35,6	53,0
	3-й	47,5	57,6	66,8	73,3	72,3	67,6
	4-й	32,5	40,0	70,7	74,2	77,8	53,9
5. П	1-й	7,7	7,7	7,7	7,7	7,7	7,7
	2-й	7,3	6,0	9,6	9,3	11,5	13,3
	3-й	16,8	10,5	7,8	7,3	7,4	6,5
	4-й	33,9	21,4	13,3	12,8	7,1	22,1

Примечание см. к табл. 3.

Таблица 5. Изменение содержания (%) в фауне нематод-фитотрофов на протяжении многолетнего полевого эксперимента с внесением фосфорных удобрений (кг/га)

Table 5. Changes in the share of phytotrophic nematodes in the fauna observed in a long-term field experiment with phosphorus fertilizer (kg/ha)

Вариант опыта	Год опыта	Контроль	Доза Р60	Доза Р120	Доза Р180
Низкий фон фосфора в почве (до 20 мг/100 г)	1-й	11,4	6,1	4,0	3,6
	2-й	16,0	9,2	6,1	5,9
	3-й	33,2	22,6	22,2	19,6
	4-й	47,0	42,8	24,7	36,2
Средний фон фосфора в почве (до 40 мг/100 г)	1-й	17,9	5,5	6,0	10,8
	2-й	9,3	8,6	6,0	4,3
	3-й	25,8	21,8	20,3	17,2
	4-й	37,7	31,7	23,8	24,6
Высокий фон фосфора в почве (до 100 мг/100 г)	1-й	16,6	12,0	10,0	18,3
	2-й	6,0	3,5	9,3	10,4
	3-й	28,2	23,5	27,9	16,9
	4-й	27,0	24,5	26,5	34,2

позиции по количеству нематод был отряд *Tylenchida*, включающий нематод, питающихся за счет зеленого растения. Значимость тиленхид увеличивалась от первого к четвертому годам наблюдений, зависела от уровня фосфатного фона (выше всего на низком фоне) и дозы вносимого фосфора (высокие показатели в контроле всех фонов, табл. 5). Уровень значимости данных 95%.

Отмечена сукцессионная смена видов и родов нематод. В первый год опыта доминировали нематоды из родов *Acrobeloides* и *Mesorhabditis* с микробным типом питания. На второй год на участке с низким фоном фосфора на вторую позицию перемещаются нематоды-микотрофы из рода *Aphelenchoides*. На участках со средним и высоким фонами фосфора количество афеленхонидов возрастает лишь к третьему году эксперимента. На третий и четвертый годы наблюдений увеличива-

ется значимость в фауне нематод-паразитов растений из родов *Pratylenchus* и *Paratylenchus*. Наименьшие изменения в фауне нематод происходили в торфяной почве с низким фосфатным фоном. Установлена взаимосвязь нематод, обитающих в почве, с урожайностью травы (Груздева, Харин, 1997). Построенные модели прогнозирования урожайности травы позволяют связывать этот показатель с наличием в почве нематод-фитотрофов. Таким образом, с помощью регуляции доз вносимых удобрений можно снижать потери урожая, вызываемые нематодами.

Заключение

В настоящее время к критическим звеньям природных экосистем, где происходит аккумуляция загрязняющих веществ, относят: лесные

подстилки, тонкий верхний слой целинных, луговых и степных почв, лишайниково-моховые сообщества (Криволуцкий, 1994). Эти верхние органогенные горизонты почв наиболее заселены живыми организмами: животными, микрофлорой, корнями растений. Знание уровней биомассы отдельных групп организмов почвы в разных экологических условиях, видового разнообразия и структуры сообществ может быть использовано для биоиндикации различных антропогенных воздействий. Для почв Карелии исследование нематодных сообществ представляет ин-

терес, так как это одна из наиболее многочисленных, разнообразных групп почвенной микрофауны, активно участвующая в создании почвенного плодородия и чутко реагирующая на изменения их среды обитания. По структуре сообществ нематод можно делать предположения о сукцессионных и антропогенных изменениях почвенного покрова, прогнозировать урожайность выращиваемых культур.

Исследования 1998–2000 гг. выполнялись при финансовой поддержке фонда РФФИ (проект № 01-04-48150).

ЛИТЕРАТУРА

- Груздева Л. И., Харин В. Н. Влияние фосфатного режима низинных торфяных почв на сообщества нематод // Почвоведение. 1997. № 6. С. 717–722.
- Криволуцкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М., 1994. 270 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. С. 181–296.
- Романенко Е. Н. Фауна почвенных нематод и почвенно-экологические закономерности их распространения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 26 с.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. 83. P. 14–19.
- Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M. et al. Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera – An Outline for Soil Ecologists // J. of Nematology. 1993. Vol. 25, № 3. P. 315–331.

SOIL NEMATODE FAUNA OF THE NATURAL AND TRANSFORMED BIOCENOSES IN KARELIA

L. I. Gruzdeva

Key words: soil nematodes, natural biocenoses, agrocenoses, biological diversity, anthropogenic factor.

SUMMARY

The soil nematode fauna of forest and meadow biocenoses and agrocenoses of Karelia is analyzed. An increase in the fauna diversity of undisturbed biocenoses in the «North – South» and «West – East» directions is recorded. Anthropogenic impact is accompanied by decrease in the species diversity of the fauna and maturity indices of the nematode communities, and also by increase in the abundance of parasitic species in agrocenoses.

ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ КАК ИНДИКАТОРЫ ИНДУСТРИАЛЬНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Е. М. МАТВЕЕВА, Т. Е. КОВАЛЕНКО, Л. И. ГРУЗДЕВА, Е. П. ИЕШКО

Анализируются изменения фауны нематод в зоне загрязнения Костомукшского ГОКа. Одновременно оценивается действие поллютантов в лабораторном эксперименте с модельным объектом — нематодой *Panagrolaimus rigidus*. В целом не выявлено сильных изменений и нарушений в сообществах нематод из естественных биоценозов. Отмечено снижение общей численности нематод на площадках, расположенных в импактной зоне ГОКа. Это подтверждено и в экспериментальных условиях при выращивании нематод на средах, содержащих почвенные вытяжки исследованных природных площадок.

Тема индустриального загрязнения сохраняет актуальность на протяжении последних десятилетий. Отечественными и зарубежными авторами доказано, что под влиянием аэротехногенных выбросов изменяется вся структура биоценозов: прежде всего химический и механический состав почвы, а затем прямо или опосредованно растительный и животный мир. В связи с увеличением антропогенной нагрузки на природную среду важной проблемой стало выявление видов животных — индикаторов загрязнения среды. Удобным объектом мониторинговых исследований может быть такая многочисленная, разнокачественная и быстро реагирующая на изменения среды группа почвообитающих организмов, как почвенные нематоды. Известны работы по вопросам влияния промышленных выбросов на почвенных нематод (Bassus, 1968; Bongers, 1990; Ветрова, 1991). Ряд исследователей использовал нематод в качестве модельных объектов для характеристики токсичности некоторых веществ (Kozłowska, 1981; Donkin, Dusenbery, 1994; Коваленко, Матвеева, 1994; Korthals, 1996; Коваленко и др., 1998; Gruzdeva et al., 1998, 1999). За последние годы появились работы по изучению восстановления фауны почвенных нематод после воздействия стресс-факторов, подкисления и подщелачивания почвы (Sohlenius, Wasilewska, 1984; Hyvonen, Persson, 1990; Yeates et al., 1991; de Goede, Dekker, 1993; Ettema, Bongers, 1993; de Goede, 1996; Yeates, Van der Meulen, 1996).

Комплексные исследования по изучению выбросов Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОК) ведутся с 1986 г. В окрестностях ГОКа выделены 2 класса загрязнителей — сера и тяжелые металлы, определены очаги их концентраций, влияние поллютантов на почвенно-биологические характеристики (Лазарева, 1992; Поташева, 1993; Загуральская, Зябченко, 1994; Germanova, Fedorets, 1997). По данным Н. Г. Федорец и др. (1998), тяжелые металлы являются одними из при-

оритетных аэротехногенных поллютантов Российского Севера. До настоящего времени в комплексных исследованиях ответная реакция почвенных нематод на загрязнения не учитывалась.

Цель настоящей работы — проследить за изменениями фауны нематод в зоне загрязнения Костомукшского ГОКа; используя модельный объект *Panagrolaimus rigidus*, проверить действие поллютантов в лабораторном эксперименте.

Материалы и методы исследований

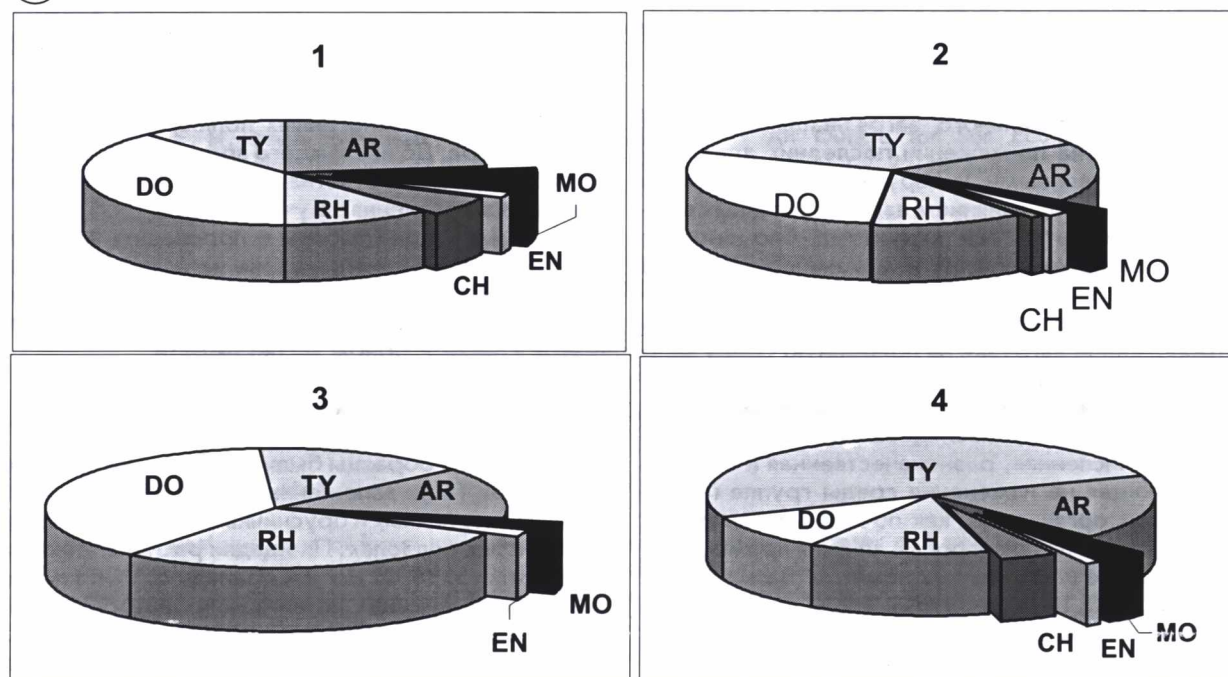
Почвенные образцы были отобраны на пробных площадках (пп), заложенных в 1986 г. в зрелых сосняках черничных и брусничных, на иллювиально-железистых подзолах. Площадки располагались на расстоянии 5, 16, 22, 27 км к западу от ГОКа по линии господствующих летне-зимних ветров (ЮЗ — СВ). Эталонами для сравнения служили данные по фауне нематод старовозрастного сосняка брусничного заповедника «Кивач». Почвенный монолит делили на 2 горизонта: верхний (0–5 см) и нижний (5–15 см). Из каждого в 3-кратной повторности выделяли нематод методом Бермана; фиксировали их, готовили глицериновые препараты. Нематод определяли до рода-вида, количество пересчитывали на 100 г почвы. Эколого-трофическое группирование нематод осуществляли по классификации Г. Итса и др. (Yeates et al., 1993). Для характеристики фауны использовали индекс зрелости сообществ нематод Бонгерса (MI — Maturity Index). Согласно Т. Бонгерсу (Bongers, 1990), таксоны нематод размещаются на с-р шкале значений от 1 (colonizers) до 5 (persisters) в соответствии с жизненными циклами, биологическими особенностями, устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Определение степеней сходства сообществ почвенных нематод исследованной территории проводили на основе индекса Жаккара с построением дендрограмм сходства (Песенко, 1982).

Таблица 1. Разнообразие отрядов нематод и их значимость в общей фауне лесных биоценозов в окрестностях Костомукшского ГОКа

Table 1. Nematode order diversity and their significance in the total fauna of forest biocenoses in the Kostomuksha ore-dressing mill area

Отряд	Кол-во родов в отряде	Процент от общей фауны					
		Окрестности ГОКа					Заповедник «Кивач»
		1	2	3	4	Ср.	
<i>Tylenchida</i> , TY	8	11,6	36,6	15,6	50,3	28,5	28,5
<i>Rhabditida</i> , RH	8	12,2	12,3	28,8	13,3	16,7	33,5
<i>Dorylaimida</i> , DO	5	38,2	28,8	38,2	9,9	28,8	10,3
<i>Araeolaimida</i> , AR	2	22,9	17,7	13,7	18,6	18,2	10,7
<i>Enoplida</i> , EN	2	1,7	1,4	2,6	0,9	1,7	9,7
<i>Monhysterida</i> , MO	2	7,1	2,4	1,1	2,7	3,3	6,3
<i>Chromadorida</i> , CH	1	6,3	0,8	0	4,3	2,8	1,0
ВСЕГО 7	28						

А



Б

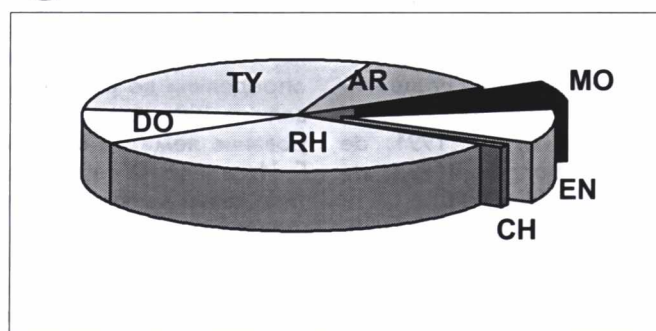


Рис. 1. Распределение нематод по отрядам на пробных площадках в районе Костомукшского ГОКа (А), в лесном биотопе (заповедник «Кивач») (Б), %

Fig. 1. Shares of nematode orders from test plots in the Kostomuksha ore-dressing mill area (А), in forest biotope (Reserve «Kivach») (Б), % of total

Таблица 2. Список родов почвенных нематод лесных биоценозов в окрестностях Костомукшского ГОКа
 Table 2. Composition of the soil nematode genera in forest biocenoses in the Kostomuksha ore-dressing mill area

Таксон	Численность нематод (экз./100 г)				Заповедник «Кивач»	Трофическая группа	с-р значение
	1 пп	2 пп	3 пп	4 пп			
AR							
<i>Wilsonema</i>	20	0	185	0	125	Б	2
<i>Plectus</i>	210	220	90	490	699	Б	2
MO							
<i>Eumonhystera</i>	5	20	5	5	476	Б	2
<i>Monhystrella</i>	25	5	5	5	7	Б	2
EN							
<i>Prismatolaimus</i>	15	15	15	0	731	Б	3
<i>Alaimus</i>	15	15	20	15	0	Б	4
<i>Tripyla</i>	0	0	0	0	4	Х	4
CH							
<i>Chromadoridae</i>	95	15	0	110	75	Б	2
RH							
<i>Rhabditis</i>	0	5	0	10	570	Б	1
<i>Protorhabditis</i>	0	0	0	65	0	Б	1
<i>Bunonema</i>	0	0	0	0	29	Б	1
<i>Panagrolaimus</i>	0	0	0	0	7	Б	1
<i>Cephalobus</i>	20	20	15	0	130	Б	2
<i>Eucephalobus</i>	20	20	15	35	0	Б	2
<i>Acrobeles</i>	0	20	15	5	0	Б	2
<i>Acrobeloides</i>	15	5	0	0	0	Б	2
<i>Teratocephalus</i>	0	60	15	15	730	Б	3
<i>Euteratocephalus</i>	55	80	450	65	1086	Б	3
DO							
<i>Dorylaimus</i>	130	325	570	150	0	П	5
<i>Eudorylaimus</i>	90	15	0	0	516	П	5
<i>Tylencholaimus</i>	170	185	315	20	250	М	4
<i>Clarcus</i>	110	0	0	0	13	Х	4
<i>Prionchulus</i>	75	0	0	15	0	Х	4
TY							
<i>Tylenchus</i>	45	190	15	245	0	Аср	2
<i>Filenchus</i>	0	0	0	0	26	Аср	2
<i>Lelenchus</i>	15	25	0	135	795	Аср	2
<i>Aglenchus</i>	30	75	50	205	52	Аср	2
<i>Coslenchus</i>	0	0	0	235	51	Аср	2
<i>Ditylenchus</i>	0	0	65	15	148	М	2
<i>Aphelenchus</i>	15	0	0	0	0	М	2
<i>Aphelenchoides</i>	55	165	140	385	1101	М	2
<i>Tylenchorhynchus</i>	15	55	15	0	0	Пр	3
<i>Nematoda</i>	20	20	35	35	0		
ВСЕГО	22	21	18	20	22		

Примечание. Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищные нематоды; Аср – нематоды, питающиеся за счет эпидермальных клеток корней растений; Пр – паразиты растений. Численность нематод дана в экз. на 100 г почвы.

В лабораторном эксперименте использовали водные вытяжки почвенных образцов, на основе которых готовили агаровые среды. В каждую из них высаживали по 20 половозрелых самок *Panagrolaimus rigidus* в 5-кратной повторности. Контрольной средой являлся бактоагар Дифко на дистилляте. Через 20 дней нематод смывали со сред, учитывали прирост численности, биомассу, морфометрические показатели.

Результаты

Фауна лесных биотопов на обследованной территории представлена 28 родами нематод, относящимися к семи отрядам (табл. 1). Наиболее разнообразен родовой состав отрядов TY, RH и DO. По значимости в фауне ведущее место принадлежит отрядам TY и DO (28,5 и 28,8% от общей нематодофауны). Численность представителей отрядов AR и RH находится на уровне 18,2 и

16,7% соответственно. Нематоды остальных трех отрядов составляют в фауне 1,7–3,3%. Распределение нематод по отрядам на пробных площадках, расположенных на разном удалении от источника загрязнения, почти идентично (табл. 1, рис. 1). На всех обследованных пробных площадках доминируют представители отрядов DO или TY. Высокую численность имеют также отряды AR (22,9% на 1 пп) и RH (28,8% на 3 пп). В ненарушенном биоценозе в фауне преобладают нематоды из отряда RH, а численность дорилаймид низка (заповедник «Кивач»).

В импактной зоне комбината обнаружены 22 рода нематод. По мере удаления от источника загрязнения число родов нематод в почве незначительно снижается (2 пп – 21, 3 пп – 18, 4 пп – 20). Доминируют роды *Dorylaimus*, *Plectus*, *Euteratocephalus*, *Tylencholaimus*, *Aglenchus* и *Aphelenchoides*, принадлежащие к перечисленным отрядам (табл. 2). Таксономическое разнообразие фауны нематод

имеет высокий процент сходства (около 70%, рис. 2). Установлена обратная зависимость степени сходства сообществ нематод от расстояния, т. е. чем больше дистанция между пробными площадками, тем меньше сходство фауны нематод. В сосняках заповедника «Кивач» фауна нематод представлена 22 родами. Среди них доминируют *Euteratocephalus*, *Teratocephalus*, *Lelenchus*, *Aphelenchoides*, *Prismatolaimus* и *Plectus*.

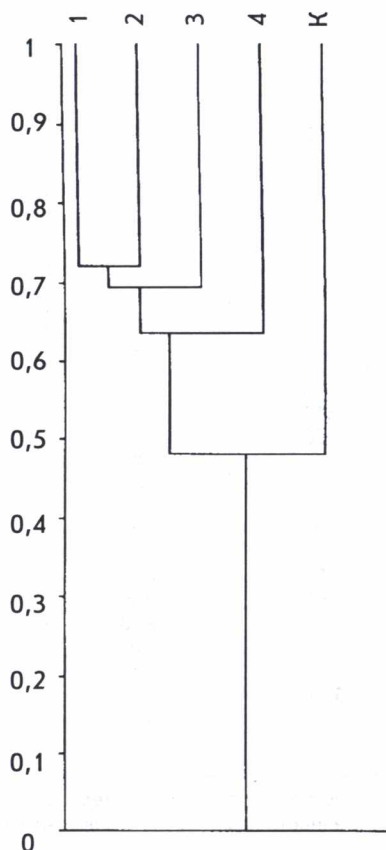


Рис. 2. Дендрограмма сходства фауны нематод в окрестностях Костомукшского ГОКа

Fig. 2. Similarity dendrograms of nematode fauna from test plots in the Kostomuksha ore-dressing mill area

1–4 – пробные площадки в окрестностях ГОКа; К – заповедник «Кивач»

Основная масса нематод сосредоточена в верхнем 0–5-сантиметровом горизонте почвы (табл. 3). Она в 3–12 раз превышает количество нематод нижнего (5–15 см) горизонта почвы, и различия наиболее существенны на 1 и 4 пп. Минимальная общая численность нематод зарегистрирована в импактной зоне ГОКа (1 пп). Здесь же определено максимальное содержание многих элементов, являющихся аэрополлютантами (табл. 3). Кроме того, на 4 пп, где имеется сходство с 1 пп по особенностям распределения не-

матод по горизонтам почвы, также отмечено накопление определенных элементов (S и Zn). По мере удаления от ГОКа общая численность нематод в почве пробных площадок увеличивается, но по сравнению с ненарушенным биоценозом она в 3–6 раз ниже.

Эколого-трофическое группирование нематод показало, что на всех исследованных площадках преобладают бактериотрофы (рис. 3, табл. 2). Нематоды данной группы составляют от 33 до 48% от общей численности нематод. Доминантами также являются микро- и политрофы, достигающие 22–27% от общей фауны. Отмечены некоторые особенности эколого-трофической структуры сообществ нематод. Так, на 1 пп хищные нематоды достигают 10% и могут считаться доминантами, тогда как на других пп, более удаленных от центра загрязнения, они не обнаружены. Нематоды, ассоциирующие с растениями, увеличивают численность по мере удаления от комбина и преобладают в фауне наряду с бактериотрофами, а политрофы показывают тенденцию к снижению численности. Исключением является 3 пп, где данные трофические группы перераспределяются по доминированию. В ненарушенных сосняках бактериотрофы достигают 60% в фауне нематод («Кивач», рис. 2), микотрофы и нематоды, ассоциирующие с растениями, являются доминантами (19,7 и 12,1% соответственно). Нематоды-бактериотрофы имеют по шкале Т. Бонгера значения с-р = 1,2. Определение индекса зрелости сообществ нематод (MI) на площадках в зоне ГОКа показало, что они мало отличаются по этому показателю от сообществ нематод ненарушенных лесных биоценозов Карелии (среднее для 4-х пп = 2,59 и 2,5 в сосняке брусничном заповедника «Кивач»). Отмечены лишь некоторые колебания индекса MI по отдельным площадкам, причем с более высоким значением для пп 1 (2,74). Это объясняется повышенным количеством нематод-хищников в почвенной фауне именно этого биотопа, которые по шкале с-р имеют более высокое значение, равное 4. Анализируя степень зрелости сообществ нематод, можно предполагать, что они не испытывают явного неблагоприятного воздействия в районе 30-километровой зоны ГОКа.

Результаты лабораторного эксперимента, моделирующего условия природной среды из района ГОКа, показаны на рис. 4. Численность нематод, выращенных на питательной среде, содержащей почвенные вытяжки, ниже контроля в 1,8–2,3 раза, а биомасса нематод – в 4,3–8,0 раза. Установлена высокая корреляционная зависимость между биомассой нематод и содержанием солей Pb и Zn в среде ($R^2 = 0,827$). Заметное снижение биомассы нематод опытных вариантов обусловлено уменьшением размеров тела особей. Самки в контроле достоверно крупнее ($P < 0,05$) по длине и диаметру тела (рис. 4). Определение концентрации солей Pb и Zn в питательных средах выявило наибольшее их содержание в среде с почвенной вытяжкой из 4 пп. Данные по численности нематод в эксперименте сопоставимы с распределением количества нематод на пробных площадках.

Таблица 3. Численность нематод и содержание некоторых элементов в почвенных образцах из пробных площадок района ГОКа

Table 3. Nematode abundance and concentrations of some elements in soil samples from test plots

№ пп	Численность нематод в 100 г почвы			Содержание элементов, мг/кг почвы						
	общая	в верхнем горизонте	в нижнем горизонте	S	Pb	Fe	Zn	Co	Ca	Ni
1	1265	1140	125	1200	25,3	9644	21,1	1,9	1600	16,3
2	1550	1245	305	900	18,3	2660	17,3	1,0	1485	5,5
3	2025	1515	510	920	16,5	2575	12,8	1,6	1360	6,9
4	2260	2085	175	1160	16,3	1569	25,6	1,1	1321	5,4
«Кивач»	7621 экз./100 г почвы									

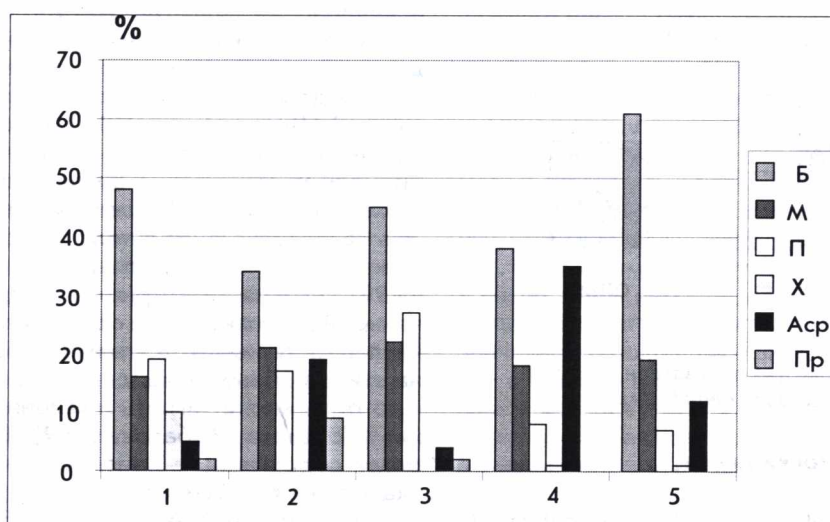


Рис. 3. Распределение нематод по трофическим группам, %

Fig. 3. Ecology-trophic groups of nematodes, %

1–4 – пробные площадки окрестностей ГОКа, 5 – заповедник «Кивач»;
 Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Х – хищники, Аср – нематоды, питающиеся за счет эпидермальных клеток корней растений, Пр – паразиты растений

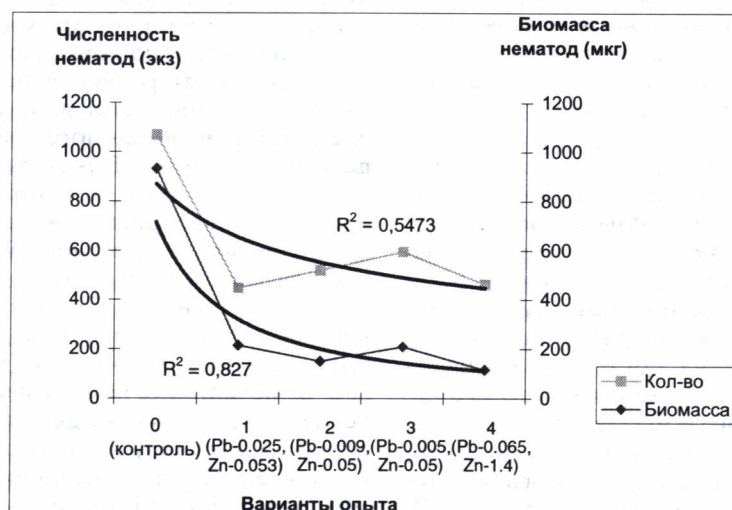


Рис. 4. Численность и биомасса нематод, выращенных на питательной среде с почвенными вытяжками из окрестностей ГОКа

Fig. 4. Abundance and biomass of nematodes grown on media with soil extracts from the Kostomuksha ore-dressing mill area

0 – контроль, 1, 2, 3, 4 – варианты опыта с почвенными вытяжками из пробных площадок, содержание Pb и Zn дано в мг/л

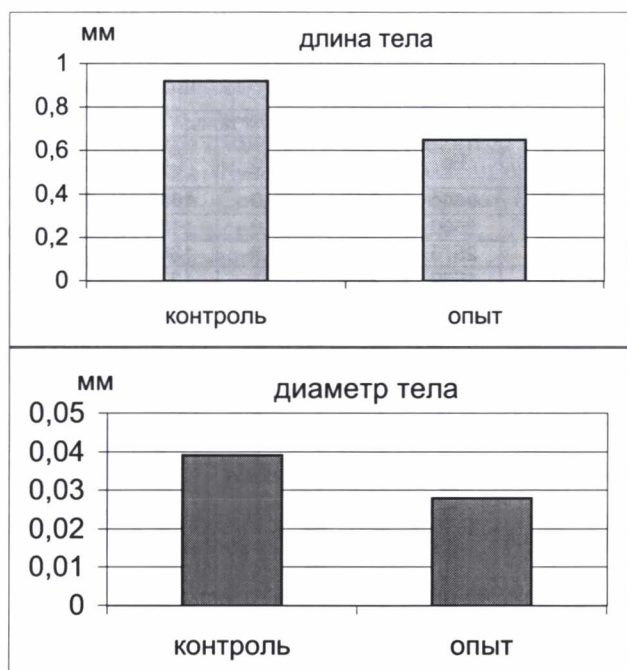


Рис. 5. Морфометрические показатели нематод
Fig 5. Morphometric indices of nematodes

Обсуждение

Биоиндикационный метод исследования успешно применяется для оценки состояния и функционирования почвы и последовательности биоценологических изменений в экосистеме, так как загрязняющие вещества воздействуют прежде всего на протекание жизненных процессов. Загрязнение влияет на физико-химический состав почвы, зеленые растения, вследствие чего изменяются условия обитания почвенных нематод и, следовательно, их количественные и качественные характеристики. Проведенные нематологические исследования не установили заметных изменений и нарушений в сообществах почвенных нематод из загрязненных биоценозов вблизи Костомукского ГОКа. Не отмечено исчезновения или появления крупных таксономических групп нематод (табл. 2), наблюдалось только снижение общей численности. Разнообразие фауны, индекс зрелости сообществ нематод остались на уровне лесных биоценозов других районов Карелии. К подобным выводам о низком воздействии поллютантов на состояние сосняков пришли и участники российско-финляндского научно-исследовательского проекта, изучавшие количество и состав атмосферных загрязнителей, их воздействие на растительность, почвы и грунтовые воды данного района (Лумме и др., 1997). Согласно их исследованиям, явное воздействие выбросов ГОКа на окружающие леса распространяется на 10–30 км от комбината. Мы изучили состояние сообществ почвенных нематод именно в этой 30-километровой зоне. Из всех количественных и качественных характеристик нематод только абсолютная численность значительно снижена по сравнению с ненарушенным биоценозом. Возможно, накопление в почве определенных загрязнителей отрицательно влияет на популяции нематод (табл. 3). Наибольшее количество аэрополлютантов определено в импактной зоне комбината (1 пп). Здесь же отмечена самая низкая численность нематод. Согласно шкале загрязнения (Федорец и др., 1998), уровни накопления тяжелых металлов в почве окрестностей ГОКа характеризуются как низкие (*Pb*, *Co*, *Zn*, *Ni*), за исключением 1 пп, где уровни загрязнения рассматриваются как средние, и только для *Fe* определен высокий уровень накопления. По многолетним данным российско-финляндских исследователей (Лумме и др., 1997), наибольшее содержание химических элементов (*N*, *Ca*, *Mg*, *S*, *Fe* и др.) зарегистрировано в гумусовом слое 27-километровой зоны (близкие значения – на 1 пп). Это свидетельствует о том, что определение некоторых элементов в большом количестве на 4 пп в 1997 г. и в лабораторном эксперименте не случайно. Возможно, этим объясняется очень низкая численность нематод в нижнем горизонте почвы на этих пробных площадях (табл. 3). Существенную роль может играть и явление «ветровой тени» (Косякова, Рыбалов, 1999), благодаря которому поражающее действие выбросов меньше сказывается на близлежащих территориях.

Лабораторный эксперимент более четко показал реакцию нематод на содержание определенных элементов (*Pb* и *Zn*). Различий между опытными вариантами по численности и биомассе нематод нет. Токсичное действие металлов выявлено между контролем и опытными вариантами, которое выражается в снижении численности и биомассы нематод (рис. 4). Биомасса особей является более тонким и информативным показателем условий обитания. Кроме того, причиной низкой численности нематод может быть не только комплексное загрязнение почвы аэрополлютантами, но и микровариации условий обитания в пределах внешне однородной территории (Груздева и др., 1999). Доказательством этой точки зрения может служить тот факт, что таксономическое разнообразие, индекс зрелости сообществ нематод окрестностей ГОКа сопоставимы с характеристиками популяций почвенных нематод ненарушенного биоценоза (табл. 2). Наши данные согласуются с выводами исследований, проведенных в Белоруссии (Ветрова, 1991). Автор отмечал, что при химическом загрязнении лесной почвы (в районе действия комбината искусственных волокон) происходит изменение таких показателей, как численность нематод, зоомасса, видовое разнообразие. Доминантные виды снижали обилие до уровня субдоминантов, происходило изменение соотношения трофических групп нематод. Так, в загрязненных лесных почвах Белоруссии уменьшалось количество фитофагов и возрастала численность поли- и сапрофагов.

Для нарушенных лесных почв Карелии более характерно возрастание численности нематод, питающихся микробной массой, и более устойчивых к неблагоприятным условиям среды (Груздева и др., 2000). Различия в доминировании эколого-трофических групп в почвах Карелии и Белоруссии, вероятнее всего, связаны с зональностью территорий, с климатическими условиями биоценозов.

Хотя комплексное загрязнение близлежащих к комбинату биоценозов установлено, взаимодействие загрязнителей может нейтрализовать негативное влияние отдельных элементов. Например, на локальном уровне известковая пыль может сказаться отрицательно на состоянии растений, но при этом она нейтрализует закисляющее действие серы в окрестностях комбината. Кроме того, почва способна длительное время нейтрализовать неблагоприятное внешнее влияние, т. е. самоочищаться. В большинстве случаев загрязнение промышленными выбросами действует не непосредственно на почвенных животных, а косвенно, разрушая станции обитания, нарушая режим трофики (Хотько и др., 1982). Изменения, связанные с загрязнением, касаются прежде всего почвенной микрофлоры, а затем, через трофические цепи, воздействуют на нематод.

По данным Л. М. Загуральской и С. С. Зябченко (1994), в первые 9 лет работы комбината тяжелые металлы выступают в роли микроэлементов и оказывают стимулирующий эффект на почвенно-биологические параметры. Авторы отмечают изменение состава и соотношения популяций микробов разных трофических уровней. Преимущественное развитие получили морфологически однообразные формы микроорганизмов. Особенно лабильной оказалась численность бактерий, участвующих в метаболизме азота. Нематоды, питающиеся бактериями, часто ассоциируют с высоким уровнем микробиальной активности. Однако это не простая и не прямая зависимость. Экспериментально показано, что различные типы бактерий по-разному влияют на динамику популяций нематод. Например, определенные изоляты *Bacillus* не поддерживают рост нематод. Возможно, это связано с выделением токсинов, отрицательно влияющих на нематод (Venette, Ferris, 1998). Авторы показали, что количественный рост популяций нематод-бактериотрофов зависит также от уровня концентрации бактерий в почве и от температурного фактора. В соответствии с этими высказываниями можно предположить, что при отсутствии в почве исследованных нами площадок какого-либо из этих факторов (неблагоприятный спектр видов бактерий, малая пороговая концентрация пищи, температура ниже 15°) увеличение микробной массы не вызовет ответного возрастания численности нематод, питающихся бактериями. Такую закономерность мы отмечаем в исследованных биотопах в районе Костомукшского ГОКа.

Нематоды-бактериотрофы доминируют в фауне почвенных нематод сосновых лесов в исследо-

ванном районе (до 45%). Преобладание по численности сапротрофов характерно для всех типов сосняков (Хотько и др., 1982). Они активно участвуют в почвенных процессах по разложению мертвого органического вещества наряду с микотрофами и почвенной микрофлорой. Микотрофы (до 20% общей фауны) составляют вторую по численности эколого-трофическую группу. Увеличение численности микотрофов и их доли в общей фауне может указывать на увеличение кислотности почвы при внесении минеральных удобрений или после кислотных дождей (Sohlenius, Wasilewska, 1984; Hyvonen, Persson, 1990; Wasilewska, 1996). В нашем исследовании значимость этой группы нематод не изменяется по сравнению с ненарушенным биоценозом (20%), хотя кислотность почвенного раствора имеет низкие значения: в гумусовом слое – от 3,8 до 4,1, в минеральной почве – 4,3–5,1.

Группами, несущими информацию об изменении условий среды, являются хищники и политрофы. По данным В. Бассус (Bassus, 1968), плотность и число видов нематод на загрязненных оксидами серы и кальция участках соснового леса в Германии значительно сокращаются, но увеличивается участие в фауне сапрофагов и хищных нематод, в то время как на «чистых» участках в наибольшем количестве встречаются нематоды, питающиеся почвенными грибами и корнями растений (микотрофы и нематоды, ассоциирующие с растениями). Сообщества нематод 5-километровой зоны комбината характеризуются низкой абсолютной численностью и увеличением количества хищных нематод. Полученные нами результаты полностью подтверждают имеющиеся в литературе данные для сосняков, загрязненных промышленными выбросами в Германии (Bassus, 1968), Белоруссии (Хотько и др., 1982). Согласно результатам их исследований, изменения, происходящие под влиянием промышленных выбросов в трофической структуре почвенных беспозвоночных, чаще всего проявляются в повышении численности хищников (данные по соснякам). По данным Б. Вайса, О. Лейринка (Weiss, Larink, 1991), снижение численности или исчезновение политрофов коррелирует с увеличением числа бактериотрофов на участках, сильно загрязненных тяжелыми металлами, содержащимися в сточных водах. В нашем исследовании нематоды со смешанным типом питания достигают 18% фауны нематод и, более того, их численность увеличивается по сравнению с ненарушенным биоценозом (6,8%).

Присутствие в фауне таких определенных видов нематод, как *Tylencholaimus mirabilis*, *Wilsonema ofophorum* (Sohlenius, Wasilewska, 1984), свидетельствует о благоприятных условиях существования. Наши данные по фауне нематод обследованной территории согласуются с высказываниями данных исследователей.

Индекс зрелости, характеризующий сообщество почвенных нематод по их трофическим связям, особенностям жизненных циклов и устойчивости

к неблагоприятным условиям среды, показывает стабильность сообществ нематод сосновых лесов в окрестностях Костомукшского ГОКа. По данным С. Еттема и Т. Бонгера (Ettema, Bongers, 1993), после загрязнения тяжелыми металлами и подкисления почвы наблюдаются изменения в распределении таксонов нематод на с-р шкале. Нематоды с высокими с-р значениями (> 3) уменьшают свою численность в то время как нематоды с с-р значениями 2 увеличивают свою долю в фауне. В нашем исследовании таких изменений не наблюдается. Индекс зрелости сообществ нематод (2,5) является средним для лесных биоценозов Карелии, что свидетельствует о наличии в фауне большого количества нематод, устойчивых к неблагоприятным условиям среды и имеющих средние показатели

значений по шкале Бонгера. Данный факт можно интерпретировать не только как отсутствие в среде обитания нематод резких колебаний, но и как недостаточность благоприятных факторов для существования видов, чувствительных к изменениям среды.

Наши данные подтверждают, что почвенные нематоды являются удачным объектом биотестирования среды обитания. Несмотря на относительную стабильность почвенных нематод по биоценотическим показателям, дендрограммы степени сходства таксономического разнообразия показывают зависимость по градиенту загрязнения.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РФФИ (проект № 01-04-48150).

ЛИТЕРАТУРА

- Ветрова С. Н. Эколого-трофическая характеристика почвенных нематод в условиях промышленного загрязнения // Тез. докл. науч. конф. «Эволюционная теория и проблемы фитогельминтологии». М., 1991. С. 25–26.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Хокканен Т. И. Анализ сообществ нематод в зрелых сосновых лесах восточной Финляндии // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии». Петрозаводск, 1999. С. 77.
- Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Матвеева Е. М. Сравнительная характеристика фауны нематод еловых лесов Карелии // Тез. докл. междунар. конф. «Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии». Петрозаводск, 2000. С. 26–27.
- Загуральская Л. М., Зябченко С. С. Воздействие промышленных загрязнений на микробиологические процессы в почвах бореальных лесов района Костомукши // Почвоведение. 1994. № 5. С. 105–110.
- Коваленко Т. Е., Матвеева Е. М. Сезонная динамика нематод *Cephalobus persegnis* под влиянием удобрений в лабораторной культуре // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 150–161.
- Коваленко Т. Е., Груздева Л. И., Иешко Е. П., Федорец Н. Г. Почвенные нематоды как тест-объект индустриального загрязнения // Тез. докл. Всерос. совещания «Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия». Апатиты, 1998. С. 201–202.
- Косякова И. Ф., Рыбалов Л. Б. Изменение состава и структуры населения почвенных беспозвоночных в таежных биоценозах Карелии в условиях индустриального загрязнения // Проблемы почвенной зоологии. Материалы II (XII) Всерос. совещания по зоологии. М., 1999. С. 269.
- Лазарева И. П. К вопросу о химическом загрязнении почв // Почвенные ресурсы Карелии, их рациональное использование и охрана. Петрозаводск, 1992. С. 102–131.
- Лумме И., Архипов В., Федорец Н., Мялкёнен Э. (ред.). Состояние сосняков в районах Карельского перешейка – юго-восточной Финляндии и Костомукши – Кайнуу. Заключительный отчет по российско-финляндскому научно-исследовательскому проекту. Бюллетень научно-исследовательского института леса Финляндии 665. Вантаа, 1997. 75 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.
- Поташева М. О. Эпифитные лишайники в зоне воздействия выбросов Костомукшского ГОКа // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 169–177.
- Федорец Н. Г., Харин В. Н., Иешко Е. П. и др. Техногенное загрязнение тяжелыми металлами территории Республики Карелия // Инженерная экология. М., 1998. № 5. С. 2–18.
- Хотько Э. И., Ветрова С. Н., Матвеевко А. А. и др. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. Минск, 1982. 264 с.
- Bassus W. Über Wirkungen von Industrieexhalaten auf den Nematodenbesatz im Boden von Kiefernwaldern. Pedobiologia. 1968. Bd. 8. H. 1–3. S. 289–295.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. 83: 14–19.
- De Goede R. G. M. Effects of sod-cutting on the nematode community of a secondary forest of *Pinus sylvestris* L. // Biology & Fertility of Soils. 1996. 22. P. 227–236.
- De Goede R. G. M., Dekker H. H. Effects of liming and fertilization on nematode communities in oniferous forest soils // Pedobiologia. 1993. 37. P. 193–209.
- Donkin S. J., Dusenbery D. B. Using the *Caenorhabditis elegans* soil toxicity test to identify factors affecting toxicity of four metal ions in intact soil // Water, Air and Soil Pollution. 1994. Vol. 78, No 3–4. P. 359–373.
- Ettema C. H., Bongers T. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index // Biology & Fertility of Soils. 1993. 16. P. 193–209.
- Germanova N. I., Fedorets N. G. Dynamics of soil microbe communities in the impact zone Kostomuksha ore-dressing mill // Biodiversity of Fennoscandia. Petrozavodsk. 1997. P. 13.
- Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E., Lay G. N. Control of *Globodera* on potato by using coniferous bark // Russian J. of Nematology. 1998. Vol. 6, No 1. P. 63.
- Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E., Matveeva E. M., Lay G. N. Influence of heavy metals on the soil nematode populations // Abstracts of the 3rd International

Nematology Symposium «Problems of Nematology». St. Petersburg, 1999. P. 37–38.

Hyvonen R., Persson T. Effects of acidification and liming on feeding groups of nematodes in coniferous forest soil // *Biology & Fertility of Soils*. 1990. 9. P. 205–210.

Korthals G. W. Pollutant-induced changes in terrestrial nematode communities. Phd Thesis, Wageningen Agricultural University. The Netherlands. 1996.

Kozłowska J. The effect of industrial dusts on the nematode *Panagrolaimus rigidus* (Schneider) Thorne in laboratory conditions // Influence of industry on biological environment. Part II. Polish ecological studies. 1981. Vol. 7, № 1. P. 121–125.

Sohlenius B., Wasilewska L. Influence of irrigation and fertilization on the nematode community in a Swedish Pine forest soil // *J. of Applied Ecology*. 1984. 21. P. 327–342.

Venette R. C., Ferris H. Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes // *Soil Biol. Biochem.* 1998. Vol. 30, № 7. P. 949–960.

Wasilewska L. The influence of acid rain on soil nematodes: a comparison of contaminated habitats in the belt of the Karkonosze and Iżerskie Mountains (south-west Poland) with uncontaminated areas in other regions of Poland // *Ecologia polska*. 1996. Vol. 44. P. 73–110.

Weiss B., Larink O. Influence of sewage sludge and heavy metals on nematodes in a arable soil // *Biology & Fertility of Soils*. 1991. 12. P. 5–9.

Yeates G. W., Van der Meulen. Recolonization of methyl-bromide sterilized soils by plats and soil nematodes over 52 months // *Biology & Fertility of Soils*. 1996. 21. P. 1–6.

Yeates G. W., Bamforth S. S., Ross D. J. et al. Recolonization of methyl-bromide sterilized soils under four different field conditions // *Biology & Fertility of Soils*. 1991. 11. P. 181–189.

Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M. et al. Feeding habits on soil nematode families and genera – An outline for soil ecologists // *J. of Nematology*. 1993. Vol. 25. P. 315–331.

SOIL NEMATODES AS INDICATORS OF INDUSTRIAL POLLUTION

E. M. Matveeva, T. E. Kovalenko, L. I. Gruzdeva, E. P. Ieshko

Key words: nematodes, species diversity, industrial contamination, heavy metals.

SUMMARY

Changes in the nematode fauna in the Kostomuksha ore-dressing mill impact zone are analyzed. Simultaneously, pollutant effect on the model nematode *Panagrolaimus rigidus* is estimated under laboratory conditions. On the whole, no significant changes and disturbances in nematode communities of the biocenoses in the Kostomuksha ore-dressing mill area were revealed. Decrease in the total number of nematodes from plots situated in the impact zone is observed. Field results are confirmed by experiments where nematodes were grown on media with soil extracts from test plots.

ПАЗАРИТЫ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L.) ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

В. С. АНИКАНОВА, Л. А. БЕСПЯТОВА, С. В. БУГМЫРИН

Проведен анализ паразитофауны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии. Выявлены 32 вида паразитов пяти систематических групп (трематоды, цестоды, нематоды, гамазовые и иксодовые клещи). Из них *Longistriata* sp., *Molluscotaenia crassiscolex*, *Neoskrjabinolepis schaldybini*, *Ditostolepis diaphana*, *Ixodes persulcatus*, *I. trianguliceps*, *Hirstionyssus eusoricis* являются доминирующими видами, составляют ядро паразитофауны *S. araneus* и определяют ее качественную структуру. Обнаружены значительные различия по экстенсивности и интенсивности инвазии между отдельными группами экто- и эндопаразитов. Преобладают паразиты со сложным циклом развития. Особенности питания хозяина и его поведения определяют видовое разнообразие паразитов.

Паразитологические исследования мелких млекопитающих Карелии проводятся в течение 50 лет. Первые гельминтологические работы в Карелии проведены в начале 1960-х гг. силами 319-й Всесоюзной гельминтологической экспедиции. Объектом исследования стали гельминты диких и домашних млекопитающих республики. Основное внимание уделено мышевидным грызунам, гельминтофауна которых была обследована в Южной и Центральной Карелии (Мозговой и др., 1966). Насекомоядные долгое время оставались вне поля зрения гельминтологов. Начало положили исследования цестод обыкновенной бурозубки на о. Валаам (Novikov, 1992). Несколько позднее было проведено изучение гельминтофауны *Sorex araneus* Восточного Приладожья (Аниканова, 1996).

Из эктопаразитов наиболее изучены иксодовые и гамазовые клещи отряда *Parasitiformes*. Выявлены фаунистический состав, зоогеографические особенности распространения, экология и биология отдельных видов клещей, а также установлена их роль в поддержании и распространении природно-очаговых заболеваний в Карелии (Хейсин, Кузнецова, 1956; Лутта и др., 1959; Лутта, 1972; Бобровских, 1972, 1989; Маршалова, 1972 и др.). Однако последние данные по акарофауне обыкновенной бурозубки в районах Южной Карелии относятся к концу 1970–1980-х гг. (Маршалова, 1972б; Бобровских, 1989). На *S. araneus* обнаружены 34 вида гамазовых (Маршалова, 1972б) и 4 вида иксодовых клещей (Бобровских, 1989). Роль иксодовых клещей, в частности, представителей рода *Ixodes* как переносчиков возбудителей энцефалита и боррелиоза общеизвестна. Гамазовые клещи также способны передавать большинство возбудителей инфекционных заболеваний (Брегетова, 1956; Земская, 1967; Тарасов, 1981).

Обыкновенная бурозубка – самый распространенный и многочисленный представитель мелких

млекопитающих Карелии. Ее доля в сборах составляет около 35% от общего числа добытых мелких млекопитающих и 88,7% от всех *Soricidae* (Ивантер, 1975). Данный вид относится к европейскому фаунистическому комплексу и является важным компонентом лесных биоценозов. Встречаясь во всех биотопах, *S. araneus* предпочитает тенистые, с повышенной влажностью участки с хорошо развитым подлеском и рыхлой подстилкой. Основная пища – насекомые, моллюски, дождевые черви, падшие позвоночные, зерно и семена хвойных деревьев.

Бурозубки – один из ключевых элементов лесных биоценозов (консумент I–II порядка) – играют ведущую роль в структуре всего паразитофаунистического комплекса, поскольку служат как окончательным, так и промежуточным хозяином большого числа паразитов.

Комплексное изучение эндо- и эктопаразитов мелких млекопитающих приобретает особую актуальность в связи с расшифровкой основных факторов популяционной экологии хозяина (таких, как питание, биотопическое распределение и т. п.) и выявлением возможных путей формирования природно-очаговых болезней. Поэтому цель данного исследования – изучение видового разнообразия паразитов обыкновенной бурозубки и особенностей формирования ее паразитофауны в условиях Южной Карелии.

Материалы и методы

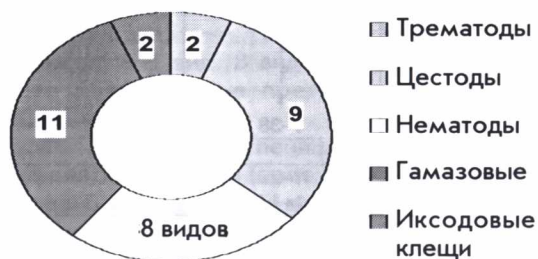
Основные исследования проведены стационарно в окрестностях с. М. Гомсельга (Кондопожский район), расположенного в среднетаежной подзоне Карелии. Для проведения полевых исследований были выбраны наиболее типичные для данной местности биотопы вторичного леса: смешанный сосново-березовый разнотравный лес, смешанный сосново-еловый черничный лес,

опушка леса на границе березово-соснового разнотравного леса и сеяного разнотравно-злаково-го луга.

Исследования проводили с июня по август 1995–1998 гг. Отлов мелких млекопитающих осуществлялся давилками «Геро» и канавками по стандартным методикам (Новиков, 1953). Всего обследовано 166 особей *S. araneus*. Осмотр животных, сбор экто- и эндопаразитов выполнен согласно общепринятым методикам (Брегетова, 1956; Жмаева и др., 1964; Ивашкин и др., 1971). Определение зверьков проведено по Л. Сиивонену (1979). Видовая идентификация гельминтов – по Т. Генову (1984), гамазовых клещей – по Н. Г. Брегетовой (1956) и С. И. Тихомирову (1977), иксодовых – по Н. А. Филипповой (1977).

Результаты

За период наших исследований обыкновенная бурозубка была наиболее многочисленным представителем *Micromammalia* (2,2 экз. на 100 лов.-суток, 46,6% от всех выловленных мелких млекопитающих и 95,4% – от всех *Soricidae*). У нее выявлены 32 вида паразитов, относящихся к 28 родам, 16 семействам, 8 отрядам, 4 классам. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для эндопаразитов – 19, среди которых трематод – 2, цестод – 9 и нематод – 8 видов (см. рис.).



Разнообразие паразитофауны обыкновенной бурозубки Южной Карелии

Diversity of common shrew parasites in Southern Karelia

Трематоды представлены двумя видами, относящимися к двум семействам: *Brachylaemidae* и *Omphalometridae* и двум родам: *Brachylaemus* и *Rubensstrema*.

Brachylaemus fulvus – специфичный паразит землероек Палеарктики. Обыкновенная бурозубка для него является типичным хозяином. Встречается также у малой бурозубки и куторы в России, Белоруссии, Молдавии, Польше, Чехословакии, Англии, Испании, Германии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

В Карелии паразит найден на о. Валаам (Novikov, 1992) с максимальными показателями инвазии (экстенсивность инвазии (ЭИ) – 86%, интенсивность (ИИ) – 1–10 экз.), в Восточном Приладожье (Аниканова, 1996) с невысокими показате-

лями заражения. Минимальный уровень заражения отмечен нами в Кондопожском районе. *B. fulvus* обнаружен у 8,1% обыкновенных бурозубок с индексом обилия (ИО) 0,07 экз.

Rubensstrema exasperatum – специфичный паразит землероек Палеарктики. Зарегистрирован у обыкновенной, средней, малой бурозубки, водяной и малой куторы в России, Белоруссии, на Украине, в Молдавии, Польше, Чехословакии, Болгарии, Франции и Англии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

Для Карелии довольно редкий вид. Выявлен у 8% *S. araneus* на о. Валаам с очень низкой численностью (ИО – 0,06 экз.) и нами у 4,5% зверьков (табл. 1).

Большим видовым разнообразием отличаются цестоды, составляющие почти половину (47%) всей гельминтофауны обыкновенной бурозубки. Они представлены тремя семействами: *Hymenolepididae* – 7 видов, *Dilepididae* – 2, *Taeniidae* – 1. Наибольшее распространение у *S. araneus* получили цестоды сем. *Hymenolepididae*, представленные пятью родами (*Hymenolepis* – 1, *Ditestolepis* – 2, *Neoskrjabinolepis* – 1, *Staphylocystis* – 1, *Vigisolepis* – 1 вид).

Lineolepis scutigera является специфичным паразитом сорицид Палеарктики. Имеет широкий круг хозяев: обыкновенная, малая, средняя бурозубки, водяная и малая куторы, белобрюхая и малая белозубки. Наибольшее распространение получил в центральной России, Белоруссии, Польше и Чехословакии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

Встречается у обыкновенной бурозубки на о. Валаам (ЭИ – 54%, ИИ – 1–42 экз.) и в Восточном Приладожье (ЭИ – 7,4%, ИО – 0,07 экз.). Нами *L. scutigera* при интенсивности 1–67 экз. обнаружена у 15,8% зверьков.

Ditestolepis diaphana – специфичный паразит бурозубок Палеарктики. Встречается также у малой, средней, плоскочерепной, арктической и альпийской бурозубок. Регистрируется в центральной России, центральной зоне Евразийской Субарктики, Белоруссии, Польше, Чехословакии, Венгрии и Болгарии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

В Карелии паразит найден в Восточном Приладожье – ЭИ – 7,1%, ИО – 0,07 экз. (Аниканова, 1996) и в Кондопожском районе, где по численности занимает второе место среди паразитирующих цестод (табл. 1).

D. secunda – специфичный паразит бурозубок Палеарктики. Обнаружен у обыкновенной и малой бурозубок в центральной и северо-восточной части России, в Белоруссии (Арзамасов и др., 1969; Юшков, 1995).

Из исследованных районов Карелии встречается единично только в Кондопожском районе (табл. 1).

Neoskrjabinolepis schalchybini – специфичный паразит сорицид Палеарктики. Встречается у представителей р. *Sorex* (*S. araneus*, *S. minutus*, *S. caecutiens* и *S. isodon*), р. *Neomys* (*N. fodiens*, *N. anomalus*) и р. *Crocidura* (*C. suaveolens*) в России, Белоруссии, Швейцарии, Франции, Польше, Чехословакии, Англии, Финляндии (Vaucher, 1971; Генов, 1984; Юшков, 1995).

Таблица 1. Видовой состав паразитов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной КарелииTable 1. List of parasite species of common shrew (*Sorex araneus* L.) in Southern Karelia

Название гельминтов	Бурозубка обыкновенная (n – 166)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Трематоды			
<i>Brachylaemus fulvus</i> Dujardin, 1843	8,1	1–4	0,07
<i>Rubinstrema exasperatum</i> Rudolphi, 1819	4,5	1–2	0,06
Цестоды			
<i>Lineolepis scutigera</i> Dujardin, 1845	15,8	1–67	0,54
<i>Ditestolepis diaphana</i> Cholodkowsky, 1906	49,4	1–189	5,29
<i>D. secunda</i> Schal'dybin, 1964	8,58	1–16	0,46
<i>Neoskrjabinolepis schal'dybini</i> Spassky, 1947	56,9	1–340	10,7
<i>Staphylocystis furcata</i> Stieda, 1862	17,2	1–13	0,57
<i>Vigisolepis spinulosa</i> Cholodkowsky, 1906	18,1	1–11	0,27
<i>Taenia mustelae</i> (larva) Gmelin, 1790	4,8	2–3	0,04
<i>Dilepis undula</i> (larva) Schrank, 1788	20,6	1–224	1,62
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i> Listow, 1890	52,0	1–89	4,69
Нематоды			
<i>Capillaria incassata</i> Diesing, 1851	0,9	3–8	0,06
<i>C. kutori</i> Ruchljadeva, 1964	21,9	1–22	0,77
<i>Eucoleus oesophagicola</i> Soltys, 1952	1,3	1–2	0,02
<i>Hepaticola soricicola</i> Yokogawa et Nischigori, 1924	13,5	1–17	0,26
<i>Soboliphyme soricis</i> Baylis et King, 1932	12,1	1–5	0,3
<i>Parastrongyloides winchesi</i> Morgan, 1928	8,5	1–47	1,21
<i>Longistriata</i> sp. Schulz, 1926	96,5	1–751	106,5
<i>Porrocaecum depressum</i> (larva) Zeder, 1800	18,2	1–5	0,16
Гамазовые клещи			
<i>Parasitus (Eugamasus) oudemansi</i> Berlese, 1903	3	1	0,03
<i>P. (E.) kraepelini</i> Berlese, 1904	3	1	0,03
<i>P. (Vulgarogamasus) remberti</i> Oudemans, 1912	0,6	1	0,01
<i>Poecilochirus necrophori</i> Vitzthum, 1930	1,2	4–8	0,07
<i>Pergamasus (Pergamasus) crassipes</i> Linne, 1758	3	1	0,03
<i>Cyrtolaelaps mucronatus</i> G. et R. Canestrini, 1881	3	1	0,03
<i>Haemolaelaps glasgowi</i> Ewing, 1925	0,6	5	0,03
<i>Eulaelaps stabularis</i> C. L. Koch, 1836	1,2	1	0,01
<i>Myonyssus ingricus</i> Bregetova, 1956	0,6	1	0,01
<i>Haemogamasus horridus</i> Michael, 1892	1,8	1	0,02
<i>Hirstionyssus eusoricis</i> Bregetova, 1956	19,3	1–38	1
Иксодовые клещи			
<i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930	26,1	1–29	0,88
<i>I. trianguliceps</i> Birula, 1856	18,8	1–17	0,79

Данный вид хорошо представлен на о. Валаам и в Восточном Приладожье. В Кондопожском районе отмечены максимальные показатели заражения зверьков этой цестодой (табл. 1).

Staphylocystis furcata является специфичным паразитом землероек Палеарктики. Он паразитирует у обыкновенной, средней, малой, арктической, альпийской бурозубок, водяной и малой куторы, белобрюхой, малой и бурой белозубок в России, Белоруссии, Молдавии, Таджикистане, на Алтае, в Хабаровском крае, Польше и Чехословакии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

Отсутствует на о. Валаам (Novikov, 1992), найден у обыкновенной бурозубки Восточного Приладожья (Аниканова, 1996). Более высокая зараженность отмечена нами в Кондопожском районе (табл. 1).

Vigisolepis spinulosa – специфичный паразит бурозубок Палеарктики (*S. araneus*, *S. minutus*, *S. caecutiens*). Встречается в Швейцарии, Франции, Германии, Польше, Чехословакии, Румынии, России, Белоруссии, на Украине, в Молдавии, Грузии (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

Этот вид регистрируется на о. Валаам, в Восточном Приладожье. Нами *V. spinulosa* выявлен у 18,1% обыкновенных бурозубок в Кондопожском районе с относительно низким ИО (0,27 экз.).

К сем. *Dilepididae* относятся цестоды двух родов: *Dilepis* и *Molluscotaenia*.

Dilepis undula паразитирует в личиночной форме у обыкновенного крота, обыкновенной, средней и малой бурозубок, выполняющих роль промежуточных хозяев. В имагинальной форме паразитирует у хищных и врановых птиц. Палеарктический, широкоспецифичный паразит. Обнаружен в России, Белоруссии (Меркушева, Бобкова, 1981; Юшков, 1995).

В Карелии на о. Валаам найден только один неполовозрелый экземпляр *D. undula*. Широко представлен у *S. araneus* Восточного Приладожья. В Кондопожском районе цестоды этого вида обнаружены нами с достаточно высокими показателями экстенсивности и интенсивности инвазии (табл. 1).

Molluscotaenia crassiscolex — специфичный паразит землероек Палеарктики: р. *Sorex* (обыкновенная, средняя, малая и равнозубая бурозубки), р. *Neomys* (водяная и малая куторы) и р. *Crocidura* (белобрюхая, малая и бурая белозубки). Встречается в России, Белоруссии, Эстонии, Молдавии, Закарпатье, Польше, Болгарии, Чехословакии, Венгрии, Франции и Англии (Генов, 1984; Юшков, 1995).

Обнаружен на о. Валаам и был единичен на зверьках в Восточном Приладожье. По нашим данным, *M. crassiscolex* — самый массовый паразит обыкновенной бурозубки Кондопожского района (табл. 1).

Сем. *Taeniidae* представлено одним видом, относящимся к р. *Taenia*.

Taenia mustelae — паразит хищных млекопитающих сем. *Mustelidae*, в личиночной стадии встречается почти у всех видов насекомоядных, грызунов и некоторых зайцеобразных Голарктики (Генов, 1984). Широкоспецифичный паразит насекомоядных, грызунов и кунных.

Редкий вид для бурозубок Карелии. Не обнаружен на о. Валаам, немногочислен в Восточном Приладожье и единичен в наших сборах (табл. 1).

Фауна нематод по сравнению с цестодами несколько беднее (42% от всех обнаруженных видов гельминтов). Круглые черви относятся к пяти семействам: *Capillariidae* — 4 вида, *Soboliphymidae* — 1, *Strongyloididae* — 1, *Heligmosomatidae* — 1, *Anisakidae* — 1 вид и семи родам: *Capillaria* — 2 вида, *Eucoleus* — 1, *Hepaticola* — 1, *Soboliphyme* — 1, *Parastrongyloides* — 1, *Longistriata* — 1 и *Porrocaecum* — 1 вид. В видовом отношении наибольшее разнообразие представляют нематоды сем. *Capillariidae*.

Capillaria incrassata — специфичный паразит насекомоядных Палеарктики (крот, обыкновенная и малая бурозубки, водяная и малая куторы, белобрюхая и малая белозубки), России, Белоруссии, Молдавии, Польши, Чехословакии, Франции, Германии и Испании (Арзамасов и др., 1969; Генов, 1984).

В Карелии она выявлена только у кондопожских бурозубок (табл. 1).

C. kutori — специфичный паразит землероек Палеарктики. Обнаружен у обыкновенной, малой бурозубок, водяной и малой кутор в центральной и северной России, Белоруссии, Польше, Чехословакии, Болгарии, Франции, Германии, Испании (Меркушева, 1981; Генов, 1984).

В Карелии найден в Восточном Приладожье. В Кондопожском районе эта нематода не только получила широкое распространение среди *S. agaleus*, но и имеет сравнительно высокую численность (табл. 1).

Eucoleus oesophagicola — специфичный паразит землеройковых Палеарктики. Регистрируется у обыкновенной бурозубки и куторы на Европейском Севере России (Юшков, 1995), в центральной ее части (Шалдыбин, 1964), в Белоруссии (Арзамасов и др., 1969), Польше (Soltus, 1954).

В Карелии единично обнаружен только в Кондопожском районе (табл. 1).

Hepaticola soricicola — специфичный паразит насекомоядных Палеарктики. Отмечен у крота, обыкновенной и малой бурозубок на северо-востоке (Юшков, 1995) и в центре России (Викторов и др., 1964), на Алтае (Юнь Лянь, 1963) и в Белоруссии (Арзамасов и др., 1969).

В Карелии выявлен в Восточном Приладожье и единично в Кондопожском районе (табл. 1).

К сем. *Soboliphymidae* относится один вид р. *Soboliphyme*.

Soboliphyme soricis — специфичный паразит сорцид Палеарктики. Зарегистрирован у обыкновенной бурозубки, водяной куторы в Белоруссии (Меркушева, Бобкова, 1981).

В Карелии найден только у кондопожской обыкновенной бурозубки (ЭИ — 12,1%, ИО — 0,3 экз).

Сем. *Strongyloididae* также представлено одним видом р. *Parastrongyloides*.

Parastrongyloides winchesi — специфичный паразит насекомоядных Голарктики. Получил широкое распространение у представителей отр. *Insectivora* (обыкновенного ежа, крота, обыкновенной, малой, средней, арктической и альпийской бурозубок, водяной куторы) в России, Белоруссии, Польше, Чехословакии, Англии, Франции, Испании, Германии, США (Генов, 1984).

Обнаружен в Восточном Приладожье и в Кондопожском районе Карелии (табл. 1).

Среди нематод наибольшее распространение получили представители сем. *Heligmosomidae*, относящиеся к р. *Longistriata*.

Нематоды р. *Longistriata* — наиболее сложные в систематическом отношении паразиты насекомоядных. Систематика этого рода нематод до сих пор не устоялась. По данным К. Вошэ и М. Дюре-Дессе (Vaucher, Durette-Desset, 1973) и Т. Генова (1984), всего у обыкновенной бурозубки Западной Европы паразитируют 2 вида лонгистриат (*L. depressa*, *L. pseudodidas*). Согласно проведенным в России исследованиям (Скрябин и др., 1957; Шалдыбин, 1964; Андрейко, 1973; Елтышев, 1975; Меркушева, Бобкова, 1981), у них обитает 6 видов нематод р. *Longistriata* (*L. cochrus*, *L. depressa*, *L. didas*, *L. paradoxi*, *L. lyamakini* и *L. trus*). Отсутствие определителя и оригинальных рисунков лонгистриат насекомоядных России существенно затрудняет их видовую идентификацию, и мы приводим сведения о распространении рода.

Нематоды р. *Longistriata* являются специфичными паразитами насекомоядных. Имеют широкий круг хозяев (крот, обыкновенная, средняя, малая, равнозубая, тундрная, плоскочерепная, арктическая, альпийская бурозубки, водяная кутора, белобрюхая, малая, бурая белозубки). Зарегистрированы в России, Белоруссии, Латвии, Чехословакии, Болгарии, Венгрии, Германии, Франции, Испании, Финляндии (Vaucher, 1973; Генов, 1984; Юшков, 1995).

В Карелии (Восточное Приладожье и Кондопожский район) лонгистриаты имеют высокие показатели зараженности (табл. 1).

Сем. *Anisakidae* представлено одним р. *Porrocaecum*.

Porrocaecum depressum в личиночной форме паразитирует у крота, обыкновенной, средней, малой и тундряной бурозубок, водяной и малой кутор в России, Белоруссии, Польше (Арзамасов и др., 1969; Юшков, 1995). В половозрелой форме нематода паразитирует у хищных птиц. Космополит. Широкоспецифичный паразит насекомоядных и хищных птиц.

В Карелии обнаружен только у обыкновенной бурозубки в Кондопожском районе (табл. 1).

Из эктопаразитов нами выявлены 13 видов клещей, относящихся к двум надсемействам *Gamasoidea* (11 видов) и *Ixodoidea* (2 вида) отряда *Parasitiformes*.

По видовому разнообразию преобладали гамазовые клещи, представленные пятью семействами: *Laelapidae*, *Haemogamasidae*, *Hirstionyssidae*, *Parasitidae* и *Rhodacaridae*. Зараженность *S. araneus* гамазовыми клещами составила 41,2% с ИО — 1,23. Гамазовые клещи, обнаруженные на обыкновенной бурозубке, относятся к паразитическим (5 видов) и свободноживущим (6 видов) видам. Паразитические гамазиды — экологически разнородная группа, имеющая разные жизненные схемы с различной степенью паразитизма. Это гнездово-норовые и постоянные паразиты.

Паразитические виды представлены облигатными и факультативными кровососами из трех семейств: *Laelapidae* (3 вида), *Haemogamasidae* (1 вид) и *Hirstionyssidae* (1 вид). Факультативным кровососам (эврифагам) наряду с гематофагией свойственно хищничество и энтомофагия. По отношению к обыкновенной бурозубке паразитические виды можно разделить на 3 группы.

1. Виды, специфичные для обыкновенной бурозубки (1 вид), многочисленные, широко распространенные, постоянные эктопаразиты: *Hi. eusoricis*.

Hirstionyssus eusoricis — палеарктический вид. В Карелии обычный паразит бурозубок, встречается на куторе и некоторых видах грызунов, с наибольшими показателями зараженности у обыкновенной бурозубки — ЭЗ — 11,04%, ИО — 0,31 (Маршалова, 1986). В наших сборах *Hi. eusoricis* был доминирующим видом, с высокими показателями встречаемости и обилия (табл. 1), составляя 70,9% от всех гамазид, 94,1% — от паразитических. На зверьках были отмечены в основном самки (92%), самцы и нимфы единичны. В условиях Карелии *Hi. eusoricis* встречается на бурозубках круглый год с максимумом в летний период (Маршалова, 1972а).

2. Виды, не специфичные для обыкновенной бурозубки (2 вида), немногочисленные, широко распространенные, гнездово-норовые факультативные кровососы: *H. horridus* (характерный для насекомоядных) и *E. stabularis*.

Haemogamasus horridus — палеарктический вид. В Карелии чаще встречается на насекомоядных (крот, обыкновенная и малая бурозубки, кутора), предпочитая крота, из грызунов обнару-

жен только на темной и рыжей полевках. Показатели зараженности обыкновенной бурозубки невысокие — ЭЗ — 2,1%, ИО — 0,02 (Маршалова, 1972а). В Кондопожском районе *H. horridus* также немногочислен (табл. 1).

Eulaelaps stabularis — палеарктический вид. Постоянный обитатель нор и гнезд мелких млекопитающих, широкоспецифичный вид, факультативный паразит и хищник. В Карелии отмечен на 13 видах мелких млекопитающих, на 8 грызунах и на 5 насекомоядных, включая обыкновенную бурозубку с зараженностью 11,3% и ИО — 0,14 (Маршалова, 1972а). В Кондопожском районе на бурозубке также немногочислен (табл. 1).

3. Виды, редко встречающиеся на обыкновенной бурозубке, широко распространенные, характеризующие ее связь с другими мелкими млекопитающими (2 вида): *H. glasgowi* и *M. ingricus*.

Haemolaelaps glasgowi — палеарктический вид. Специфичный паразит лесной мышовки, в Карелии зараженность ее достигает 30% при ИО — 2,73. На обыкновенной бурозубке единичен (Маршалова, 1986). Распространение *H. glasgowi* обусловлено местом обитания лесной мышовки, которая достигает на севере 64°30' с. ш. (Ивантер, 1975). В наших сборах на обыкновенной бурозубке *H. glasgowi* был немногочисленным (табл. 1).

Myonyssus ingricus — голарктический вид. Облигатный гематофаг, постоянный паразит грызунов и насекомоядных. В Карелии редок, отмечен на обыкновенной бурозубке (зараженность 1,1%, ИО — 0,02), куторе, европейской рыжей и темной полевках (Маршалова, 1986). В наших сборах единичен (табл. 1).

Группа свободноживущих гамазовых клещей на обыкновенной бурозубке представлена более разнообразно, преимущественно хищниками (зоофаги). Хищники, представители сем. *Parasitidae* (*Parasitus* (*Eugamasus*) *oudemansi*, *P. (E.) kraepelini*, *P. (Vulgarogamasus)* *remberti*, *Pergamasus* (*P.*) *crassipes*) и *Rhodacaridae* (*Cyrtolaelaps mucronatus*) обнаружены на имагинальной фазе развития и были немногочисленны.

Poecilochirus necrophori — наиболее часто встречающийся некрофаг (сем. *Parasitidae*) (табл. 1), отмечен на нимфальной стадии развития. Предпочитает лесные, с повышенной влажностью и хорошо развитым покровом биотопы, которые характерны и для обыкновенной бурозубки. Связь этих клещей с мелкими млекопитающими неясна. Возможно, здесь имеют место форрезии, т. е. случайные находки объясняются напользанием клещей на трупы зверьков.

Что касается разнообразия свободноживущих гамазид на обыкновенной бурозубке, как и на других зверьках, оно зависит главным образом от видового богатства этих клещей на данной территории. Обыкновенная бурозубка ведет подвижный образ жизни и слабо связана с постоянным гнездом, поэтому группа свободноживущих клещей, как правило, у нее представлена шире, чем у грызунов.

Иксодовые клещи представлены двумя видами из семейства *Ixodidae*: *Ixodes persulcatus* и *I. trianguliceps*. Палеарктические виды, длительно питающиеся с практически неограниченным потенциальным кругом прокормителей. Зараженность обыкновенной бурозубки иксодовыми клещами составила 38,2% при ИО – 1,65.

Ixodes persulcatus – пастбищный паразит, личинки и нимфы которого прокармливаются на мелких, средних млекопитающих и наземных птицах. В Карелии паразитирует на многих грызунах и насекомоядных, но основные прокормители – повсеместно доминирующие обыкновенная бурозубка, рыжая и темная полевки (Бобровских, 1989). В Кондопожском районе основную паразитарную нагрузку в отношении *I. persulcatus* несут 2 доминирующих вида мелких млекопитающих – рыжая полевка и обыкновенная бурозубка (Беспятова, 1999). Показатели зараженности обыкновенной бурозубки (табл. 1) соответствовали таковым для районов Южной Карелии.

I. trianguliceps – гнездово-норовый паразит, прокармливается на всех фазах своего развития на различных мелких млекопитающих. В Карелии также доминирует на массовых видах *Micromammalia*. В Кондопожском районе многочислен на рыжей полевке и обыкновенной бурозубке (Беспятова, 1999). По численности *I. trianguliceps* на обыкновенной бурозубке незначительно уступает *I. persulcatus* (табл. 1).

Обсуждение

Проведенные нами исследования показали, что фаунистический комплекс эндо- и эктопаразитов обыкновенной бурозубки довольно разнообразен по составу и включает 32 вида паразитов пяти систематических групп (трематоды, цестоды, нематоды, гамазовые и иксодовые клещи). По видовому составу наиболее разнообразны цестоды сем. *Hymenolepididae* (7), гамазовые клещи сем. *Parasitidae* (5) и нематоды сем. *Capillariidae* (4 вида). Ядро паразитофауны *S. araneus* составляют нематоды р. *Longistriata*, 3 вида цестод – *M. crassiscolex*, *N. schaladybini* и *D. diaphana*, 2 вида иксодовых – *I. persulcatus* и *I. trianguliceps* и один вид гамазовых клещей – *Hi. eusoricis*, которые и определяют ее качественную структуру (табл. 1). В целом фаунистический комплекс *S. araneus* представлен видами, широко распространенными у насекомоядных Палеарктики.

Несмотря на значительное видовое разнообразие эндо- и эктопаразитов, количественные различия в отношении зараженности обыкновенной бурозубки отдельными группами паразитов весьма существенны (табл. 2). Более высоки они у эндопаразитов – нематод, имеющих прямой цикл развития, и цестод, личиночные стадии которых инвазируют беспозвоночных, составляющих ядро рациона питания *S. araneus* (Генов, 1984).

Таблица 2. Показатели зараженности обыкновенной бурозубки различными систематическими группами паразитов

Table 2. Some indexes of infection with the different systematic groups of parasites in common shrew

Систематическая группа	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda	9,8	0,13
Cestoda	91,0	24,18
Nematoda	99,7	109,28
Gamasoidea	41,2	1,27
Ixodidae	38,2	1,67

Среди обнаруженных у обыкновенной бурозубки паразитов отсутствуют узкоспецифичные виды, свойственные только данному хозяину. Из 32 видов паразитов *S. araneus* 17 являются специфичными для землероек (13) и насекомоядных (4). Подавляющее их большинство относится к эндопаразитам (трематодам – 2, цестодам – 7, нематодам – 7 видов) и лишь один к эктопаразитам – гамазовым клещам. Личиночные формы цестод *D. undula*, *T. mustelae*, нематоды *P. depressum* и 12 видов клещей – широкоспецифичные виды, характеризующие ее связи с более или менее широким кругом теплокровных (грызунами, насекомоядными, хищными птицами и млекопитающими). Для большинства выявленных гельминтов бурозубка служит специфичным окончательным хозяином, что свидетельствует об устоявшихся связях в данной паразито-хозяинной системе.

Известно, что к факторам, определяющим формирование паразитофауны, относятся трофические связи, сложившиеся в биоценозах между его сочленами в процессе эволюции, а также особенности поведения хозяина. Объектами питания обыкновенной бурозубки в Карелии (Макаров, 1986) в основном являются различные виды беспозвоночных. Жизненные циклы паразитирующих трематод, цестод и некоторых видов нематод проходят с участием различных видов насекомых, наземных моллюсков, олигохет (Матевосян, 1963; Шульц, Гвоздев, 1972; Jourdan, 1975). В результате хищного питания бурозубка приобретает более 75% всего фаунистического состава гельминтов. Заражение другими видами происходит (Контримавичус, 1969) через загрязненные яйцами паразитов объекты внешней среды в местах ее обитания.

Иксодовые и большинство паразитических гамазовых клещей, собранных с обыкновенной бурозубки, – временные неспецифичные паразиты, облигатные и факультативные гематофаги. В силу высокой подвижности бурозубки часто посещают норы и гнезда других мелких млекопитающих, где они и заражаются неспецифичными гамазидами.

Наибольшее значение в резервации и диссеминации вирусов энцефалита, наличие которых на данной территории было подтверждено и нами, могут иметь в первую очередь 2 вида иксодовых – *I. persulcatus* и *I. trianguliceps* и 2 вида гамазовых клещей – *E. stabularis* и *H. glasgowi*.

Таким образом, паразитофауна обыкновенной бурозубки представлена широко распространенными у насекомых Палеарктики видами эндо- и эктопаразитов. Гельминты преимущественно относятся к специфичным паразитам землероек и насекомых (84,2%). Большинство обнаруженных видов клещей и некоторые виды гельминтов — широкоспецифичные виды, что свидетельствует о сложных путях формирования паразитофауны.

Доминирование гетероксенных паразитов подтверждает тесные биоценотические связи *S. araneus* с другими представителями фауны исследованного района. К факторам, определяющим видовое разнообразие паразитов обыкновенной бурозубки Южной Карелии, относятся особенности питания хозяина и его поведения.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (проект № 638).

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейко О. Ф. Паразиты млекопитающих Молдавии. Кишинев, 1973. 185 с.
- Аниканова В. С. Гельминтофауна бурозубки обыкновенной (*Sorex araneus*) и полевки рыжей (*Clethrionomys glareolus*) Восточного Приладожья // Крупные озера Европы — Ладожское и Онежское (настоящее и будущее). Петрозаводск, 1996. С. 41–43.
- Арзамасов И. Т., Меркушева И. В., Михолап О. Н., Чикилевская И. В. Насекомоядные и их паразиты на территории Белоруссии. Минск, 1969. 175 с.
- Беспятова Л. А. Акарофауна мелких млекопитающих Южной Карелии. VII акарологическое совещание. СПб., 1999. С. 10–11.
- Бобровских Т. К. О факторах среды, влияющих на развитие клещей *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes trianguliceps* Bir. // Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972. С. 150–153.
- Бобровских Т. К. Иксодовые клещи (подсемейство *Ixodinae*) Карелии. Петрозаводск, 1989. 86 с.
- Брегетова Н. Г. Гамазовые клещи (*Gamasoidea*). М.; Л., 1956. 246 с.
- Викторов Л. В., Головин О. В., Савинов В. А. Материалы по гельминтофауне насекомоядных млекопитающих Калининской области // Уч. зап. Калининского гос. пед. ин-та. 1964. Т. 31. С. 289–292.
- Генов Т. Хелминти на насекомоядните бозайници и гризачите в България. София, 1984. 348 с.
- Елтышев Ю. А. Гельминтофауна млекопитающих Баргузинской котловины и опыт ее географического анализа. I. Систематический обзор гельминтов // Паразитические организмы Северо-Восточной Азии. Владивосток, 1975. С. 135–167.
- Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г. Кровососущие клещи (*Arthropoda, Frachnoidea, Chelicerata*): Общие вопросы сбора и обработки материалов // Методы изучения природных очагов болезней и человека. М., 1964.
- Земская А. А. Гамазовые клещи (*Gamasoidea*) как переносчики возбудителей болезней // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 12. С. 1771–1784.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., 1975. 246 с.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М., 1971. 123 с.
- Контримавичус В. Л. Гельминтофауна куньих и пути ее формирования. М., 1969. 430 с.
- Лутта А. С. Паразитологическая ситуация клещевого энцефалита в Карелии // Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972. С. 141–149.
- Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман Р. Е. К распространению иксодовых клещей в Карелии // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вып. XIV. Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 72–83.
- Макаров А. М. О летнем питании обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада. Петрозаводск, 1986. С. 53–64.
- Маршалова Н. А. К экологии некоторых видов гамазовых клещей Карелии // Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972а. С. 133–140.
- Маршалова Н. А. Гамазовые клещи (*Gamasoidea, Parasitiformes*) насекомоядных (*Insectivora*) Карелии и Мурманской области // Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972б. С. 123–132.
- Маршалова Н. А. К экологии паразитических гамазовых клещей Карелии и Мурманской области. // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск, 1986. С. 65–80.
- Матевосян Е. Н. Дилепидоидея — ленточные гельминты домашних и диких животных. М., 1963. 685 с. (Основы цестологии; Т. 3).
- Меркушева И. В., Бобкова А. Ф. Гельминты домашних и диких животных Белоруссии: Каталог. Минск, 1981. 120 с.
- Мозговой А. А., Семенова М. К., Мищенко Р. И., Цыбатова С. В. К гельминтофауне грызунов и зайцев Карелии // Тр. ГЕЛАН. 1966. Т. XVII. С. 95–103.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., 1953. 503 с.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М., 1979. 232 с.
- Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Орлов И. В. Трихоцефалиды и капиллярииды животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии. М., 1957. Т. VI.
- Тарасов В. В. Членистоногие переносчики возбудителей болезней человека. М., 1981. 288 с.
- Тихомиров С. И. Определитель обитающих в почве клещей *Mesostigmata*. Л., 1977. С. 55–108.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи *Ixodinae* // Фауна СССР. Паукообразные. Л., 1977. Т. 4, вып. 4. 393 с.
- Хейсин Е. М., Кузнецова Т. К. Холодостойкость яиц, личинок и взрослых клещей *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Тр. Карело-Финского филиала АН СССР. Вып. IV. Серия паразитологическая. Петрозаводск, 1956. С. 116–130.
- Шалдыбин Л. С. Гельминтофауна млекопитающих Мордовского гос. заповедника // Уч. зап. Горьковского гос. пед. ин-та. Гельминт. об-во. 1964. № 3, вып. 48.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М., 1972. Т. 2. 515 с.

Юнь Лянь. Гельминтофауна грызунов и насекомых южных районов Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1963.

Юшков В. Ф. Гельминты млекопитающих. СПб., 1995. 201 с. (Фауна Европейского Северо-Запада России; т. III).

Jourdan J. Variations biogeographiques des hotes intermediaires dans les cycles d' *Hymenolepis* (Cestoda) Parasites de Soricides // Acta Parasit. Polon. 1975. Vol. 23, № 20. P. 247-251.

Novikov M. V. The trematodes and cestodes of

Sorex araneus L. In Valaam island (Ladoga Lake, USSR). Met. Inst. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. 1992. Vol. 87. Suppl. 1. P. 155-160.

Soltus A. Helminthofauna ryjowatych (*Soricidae*) Bialowieskiego Parku Narodowego. Acta Parasitol. Polon. 1954. 1, 16.

Vaucher C. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, revision taxonomique et biologie. Rev. Suisse de Zool. 1971. Vol. 78, № 1. P. 1-113.

Vaucher C., Durette-Desset. M.-C. Nematodes Héliomosomes parasites d' Insectivores Soricidés de la région holarctique (1) Annales de Parasitologie (Paris). 1973. T. 48, № 1. P. 135-167.

PARASITES OF COMMON SHREW (*SOEX ARANEUS* L.) IN SOUTHERN KARELIA

V. S. Anikanova, L. A. Bespaytova, S. V. Bugmyrin

Key words: endoparasites, ectoparasites, common shrew.

SUMMARY

The parasite fauna of common shrew in Southern Karelia was studied. 32 parasite species belonging to 5 taxonomic groups *Trematoda* (2), *Cestoda* (9), *Nematoda* (8), *Gamasidea* (11), *Ixodidae* (2) were found. The core parasite species (*Longistriata* sp., *Molluscotaenia crassiscolex*, *Neoskrjabinolepis schalidybini*, *Ditestolepis diaphana*, *Ixodes persulcatus*, *I. trianguliceps*, *Hirstionyssus eusoricis*) affected qualitative structure of the parasite communities were determined. Differences in prevalence and abundance of ecto- and endoparasite groups were found. The parasites with complex live history predominated. A specific variety of the parasites is defined by features of host feeding and behaviour.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ БУРОЗУБОК *SOREX ARANEUS* L. И *S. MINUTUS* L. ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

В. С. АНИКАНОВА, Е. П. ИЕШКО

Анализ видового состава гельминтов исследованных бурозубок Южной Карелии показал, что наибольшее видовое разнообразие гельминтов выявлено у обыкновенной бурозубки (21 вид), тогда как у малой найдено лишь 9 видов. Различия видового состава гельминтов и характера заражения, видимо, связаны с территориальным размещением и особенностями трофического поведения хозяев.

В пределах Карелии обитает 6 видов бурозубок, которые по степени доминирования в уловах располагаются следующим образом: обыкновенная, малая, средняя, равнозубая, крошечная бурозубка и кутора. Самый многочисленный вид – обыкновенная бурозубка. В уловах мелких млекопитающих на ее долю приходится 35% (Ивантер, 1975). Второе место по численности занимает малая бурозубка (5,3%). Оба вида относятся к европейскому фаунистическому комплексу, обитают в одних и тех же биотопах.

Цель данной работы – анализ видового состава гельминтов обыкновенной и малой бурозубок Карелии и выявление связи между видовым разнообразием паразитов и спектром питания их хозяев.

Материалы и методы

Материал собирали в четырех районах Карелии (Кондопожском, Питкярантском, Пудожском, Медвежьегорском) в июне–августе 1995–1998 гг. Зверьков отлавливали общепринятым методом ловушко-линий, расставляя дилки «Геро» по 50 шт. через 5 м друг от друга в одну линию на трое суток. Дилки проверяли один раз утром. Всего отловлен 231 экз. бурозубок: обыкновенной (*Sorex araneus* – 226 видов) и малой (*S. minutus* – 5 видов). Видовую идентификацию зверьков проводили по Строганову (1949) и Сиивонену (1979).

Сбор гельминтов осуществляли методом гельминтологического вскрытия. Материал обрабатывали по общепринятой методике: трематод и цестод фиксировали 70%-м спиртом, окрашивали квасцовым кармином и делали постоянные препараты. Нематод фиксировали жидкостью Барбагало и изготавливали временные глицериновые препараты (Ивашкин и др., 1971).

Результаты

У исследованных нами бурозубок обнаружен 21 вид гельминтов, относящихся к трем систематическим группам: трематодам – 3, цестодам – 9 и нематодам – 9 (табл. 1). Трематоды представлены двумя семействами (*Brachylaemidae* – 1 вид, *Omphalometridae* – 2), цестоды включают 3 семейства (*Hymenolepididae* – 6, *Dilepididae* – 2, *Taeniidae* – 1 вид). Среди нематод обнаружены представители пяти семейств (*Capillariidae* – 4 вида, *Soboliphymidae* – 1, *Strongyloididae* – 1, *Heligmosomatidae* – 1, *Anisakidae* – 1 вид). Из обнаруженных гельминтов в бурозубках заканчивают свое развитие 17 видов (85%), специфичных для млекопитающих сем. *Soricidae*. На стадии личинки у исследованных зверьков паразитируют 2 вида (10%), окончательные хозяева которых хищные и врановые птицы, и всего один вид (5%), окончательным хозяином которого выступают млекопитающие сем. *Mustelidae* (Аниканова, 1996; Аниканова, Иешко, 1999).

Наибольшее видовое разнообразие гельминтов отмечено у обыкновенной бурозубки (21 вид). К доминирующим относятся: цестоды *M. crassicolex*, *N. schaladybini*, *D. diaphana* и нематоды р. *Longistriata*. К редким можно отнести находки *B. fulvus*, *R. exasperatum*, *T. mustelae* (larva), найденные нами на одном зверьке в 1998 г.

Как показали наблюдения, проводимые нами в течение трех лет, эти виды характеризуются выраженным постоянством по встречаемости. Как массовые (табл. 2), так и редкие виды гельминтов в исследованные годы имели сходные значения экстенсивности заражения. Исключение составила лишь *D. undula*, процент заражения которой имел выраженную тенденцию к снижению к 1998 г.

Однако интенсивность заражения доминирующих видов колебалась в зависимости от года весьма существенно (табл. 2). Исключение в

Таблица 1. Видовой состав гельминтов обыкновенной и малой бурозубок Южной Карелии

Table 1. List of helminthes species of common and lesser shrews in Southern Karelia

Название гельминтов	Бурозубка обыкновенная (n – 226)			Бурозубка малая (n – 5)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Трематоды						
<i>Brachylaemus fulvus</i>	4,84	1–21	0,18	–	–	–
<i>Neogliphe sobolevi</i>	1,1	5–8	0,07	–	–	–
<i>Rubenstrema exasperatum</i>	4,41	1–8	0,07	40,0	4–5	1,8
Цестоды						
<i>Lineolepis scutigera</i>	10,12	1–67	0,49	20,0	2	0,4
<i>Ditestolepis diaphana</i>	32,15	1–189	4,48	40,0	4–7	2,2
<i>D. secunda</i>	7,98	1–16	0,39	40,0	2–20	4,4
<i>Neoskrjabinolepis schaladybini</i>	45,37	1–340	10,25	80,0	2–73	24,4
<i>Staphylocystis furcata</i>	15,41	1–13	0,53	–	–	–
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	12,33	1–11	0,45	20,0	2	2,2
<i>Taenia mustelae (larva)</i>	4,84	2–3	0,04	–	–	–
<i>Dilepis undula (larva)</i>	16,7	1–224	1,41	–	–	–
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	50,2	1–89	3,81	–	–	–
Нематоды						
<i>Capillaria incassata</i>	0,9	3–8	0,06	–	–	–
<i>Capillaria kutori</i>	16,3	1–22	0,65	60,0	2–8	2,4
<i>Eucoleus oesophagicola</i>	1,32	1–2	0,02	–	–	–
<i>Hepaticola soricicola</i>	7,04	1–17	0,24	40,0	1–3	0,8
<i>Soboliphyme soricis</i>	8,37	1–17	0,22	–	–	–
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	6,67	1–47	1,02	–	–	–
<i>Longistriata</i> sp.	95,59	1–805	98,9	80,0	5–7	5,2
<i>Porrocaecum depressum (larva)</i>	10,1	1–5	0,14	–	–	–
<i>Nematoda</i> sp.	15,0	1–4	0,26	–	–	–

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Таблица 2. Видовой состав гельминтов обыкновенной бурозубки с. М. Гомсельга (Кондопожский район)

Table 2. List of helminthes species of common shrews of v. M. Gomselga (Kondopoga region)

Название гельминтов	1996 г. (n – 15)			1997 г. (n – 73)			1998 г. (n – 66)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Трематоды									
<i>Brachylaemus fulvus</i>	13,3	1–2	0,25	2,7	1–3	0,05	4,5	1–4	0,09
<i>Rubenstrema exasperatum</i>	6,6	1	0,06	5,5	1–2	0,06	6,1	1	0,06
Цестоды									
<i>Lineolepis scutigera</i>	26,6	1–5	0,73	12,3	1–46	0,93	7,6	1–2	0,09
<i>Ditestolepis diaphana</i>	40,0	1–15	1,46	38,3	1–189	7,38	33,3	1–47	4,2
<i>D. secunda</i>	6,6	1–16	1,13	10,9	1–7	0,43	–	–	–
<i>Neoskrjabinolepis schaladybini</i>	60,0	1–36	6,2	41,1	1–340	14,8	43,9	1–119	9,39
<i>Staphylocystis furcata</i>	13,3	1–5	0,4	17,8	1–7	0,54	21,2	1–13	0,82
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	26,6	1–11	1,13	10,9	1–3	0,16	18,2	1–3	0,24
<i>Taenia mustelae (larva)</i>	–	–	–	–	–	–	1,5	2	0,03
<i>Dilepis undula (larva)</i>	40,0	1–224	16,3	13,6	1–15	0,34	12,1	1–6	0,25
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	53,0	1–35	5,46	58,9	1–22	3,55	54,5	1–89	4,9
Нематоды									
<i>Capillaria incassata</i>	–	–	–	1,4	2	0,27	3,1	3–11	0,21
<i>C. kutori</i>	33,3	1–8	1,06	25,7	1–22	1,33	13,6	1–5	0,33
<i>Eucoleus oesophagicola</i>	–	–	–	–	–	–	1,3	1–2	0,02
<i>Hepaticola soricicola</i>	13,3	4–5	0,6	4,1	2–17	0,41	3,1	1–2	0,04
<i>Soboliphyme soricis</i>	20,0	1	0,2	13,6	1–5	0,22	6,1	1	0,06
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	20,0	3–47	6,26	10,9	1–46	1,69	3,1	1–3	0,06
<i>Longistriata</i> sp.	100	6–720	192,8	97,3	1–600	97,34	100	11–751	118,9
<i>Porrocaecum depressum (larva)</i>	26,6	1	0,33	8,2	1–3	0,11	4,5	1–5	0,1
<i>Nematoda</i> sp.	13,3	2–4	0,4	15,1	1–2	0,16	16,6	1–3	0,22

этом случае составили нематоды, для которых интенсивность и экстенсивность инвазии в различные годы практически не изменялась.

Определенный нами круг массовых видов паразитов чаще всего отмечался у обыкновенной бурозубки во всех исследованных районах Южной Карелии. При этом можно сказать, что различия по встречаемости паразитов были в какой-то степени выражены для популяций, обитающих на о. Валаам. На острове наблюдается отсутствие не только

зубки во всех исследованных районах Южной Карелии. При этом можно сказать, что различия по встречаемости паразитов были в какой-то степени выражены для популяций, обитающих на о. Валаам. На острове наблюдается отсутствие не только

Таблица 3. Видовой состав гельминтов обыкновенной бурозубки Южной Карелии

Table 3. List of helminthes species of common shrews in Southern Karelia

Название гельминтов	Южная Карелия (наши данные) (n – 212)			о. Валаам (Novikov, 1992) (n – 50)			Восточное Приладожье (Аниканова, 1996) (n – 14)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Трематоды									
<i>Brachylaemus fulvus</i>	4,2	1–4	0,06	86	1–10	–	14,3	1	0,14
<i>Neoglyphis sobolevi</i>	0,9	5–21	0,12	–	–	–	–	–	–
<i>Rubensrema exasperatum</i>	4,7	1–4	0,05	4	1–2	1,5	–	–	–
Цестоды									
<i>Lineolepis scutigera</i>	10,4	1–67	0,46	54	1–42	–	7,1	1	0,07
<i>Ditestolepis diaphana</i>	34,4	1–189	4,79	–	–	–	7,1	1	0,07
<i>D. secunda</i>	8,1	1–16	0,41	–	–	–	–	–	–
<i>Neoskrjabinolepis schaladybini</i>	45,8	1–340	9,91	26	–	20	42,8	1–125	15,85
<i>Staphylocystis furcata</i>	16,1	1–13	0,56	–	–	–	7,1	1	0,07
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	12,3	1–11	0,46	4	–	–	14,3	1–3	0,28
<i>Taenia mustelae</i> (larva)	4,7	2–3	0,03	–	–	–	7,1	3	0,21
<i>Dilepis undula</i> (larva)	16,5	1–224	1,44	2	1	1	21,4	1–6	1
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	53,3	1–89	4,0	86	–	1,34	7,1	17	1,21
<i>Choanotaenia hepatica</i>	–	–	–	6	1–5	–	–	–	–
<i>Polycercus</i> sp.	–	–	–	2	20	0,4	–	–	–
Нематоды									
<i>Capillaria incrassata</i>	1,4	2–11	0,07	–	–	–	–	–	–
<i>C. kutori</i>	7,5	1–22	0,68	–	–	–	7,1	5	0,35
<i>Eucoleus oesophagicola</i>	1,9	1–2	0,02	–	–	–	–	–	–
<i>Hepaticola soricicola</i>	5,1	1–17	0,2	–	–	–	35,7	1–3	0,5
<i>Soboliphyme soricis</i>	10,4	1–17	0,24	–	–	–	–	–	–
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	6,1	1–47	1,03	–	–	–	14,3	2–10	0,85
<i>Longistriata</i> sp.	97,2	1–805	107,1	–	–	–	78,8	7–315	57,78
<i>Porrocaecum depressum</i> (larva)	9,9	1–5	0,14	–	–	–	–	–	–
<i>Nematoda</i> sp.	13,9	1–4	0,21	–	–	–	–	–	–

редких для Южной Карелии видов (*D. secunda*, *T. mustelae*), но и имеющих широкое распространение (*D. diaphana*, *S. furcata*). Отмечено замещение доминирующих видов. На первое место выходят трематода *B. fulvus* и цестода *L. scutigera*. Увеличилась встречаемость у *S. araneus* цестоды *M. crassiscolex* (табл. 3). Кроме того, найдены 2 вида цестод сем. *Dilepididae*, паразитов птиц, не встречающихся у обыкновенной бурозубки на материковой части.

У исследованных 5 экз. малой бурозубки обнаружено 9 видов гельминтов, относящихся к трематодам, цестодам и нематодам. Трематоды представлены одним семейством *Omphalometridae* (1 вид), цестоды принадлежат к сем. *Hymenolepididae* (5), нематоды – *Capillariidae* (2), *Heligmosomatidae* (1 вид). Следует отметить, что эти виды не расширили список паразитов, обнаруженных у обыкновенной бурозубки (табл. 1).

Обсуждение

Анализ гельминтофауны двух представителей р. *Sorex* позволил выявить у них особенности формирования видового состава гельминтов. Среди них преобладают виды, имеющие сложный цикл развития, для которых бурозубки служат окончательными хозяевами. К ним относятся все трематоды, цестоды сем. *Hymenolepididae* (*L. scutigera*,

D. diaphana, *D. secunda*, *N. schaladybini*, *S. furcata*, *V. spinulosa*) и сем. *Dilepididae* (*M. crassiscolex*), а также нематода *S. soricis*.

Количество видов, имеющих прямой цикл развития, значительно меньше и в основном представлено нематодами сем. *Strongyloidae* и *Heligmosomatidae*. Малочисленную группу составляют гельминты, в жизненном цикле которых бурозубка выполняет роль промежуточного (цестода *T. mustelae* и нематода *P. depressum*) и резервуарного (нематода *D. undula*) хозяина паразитов хищных млекопитающих и птиц.

Основное ядро фауны гельминтов исследованных нами бурозубок составляют цестоды сем. *Hymenolepididae* (*N. schaladybini*, *D. diaphana*, *S. furcata*), промежуточными хозяевами которых являются жесткокрылые. Как было показано (Макаров, 1986, 1988), в питании обыкновенной и малой бурозубок они занимают почти равное положение (51,4–47,3% соответственно). Паразитирование цестоды *V. spinulosa*, которая достаточно часто встречается у обыкновенной и малой бурозубок, свидетельствует в пользу того, что составной частью рациона бурозубок Карелии являются коллемболы, поскольку цистицеркоиды этого вида обнаружены исключительно в этих насекомых (Prokopië, 1969; Jourdan, 1975). Несмотря на то, что блохи в питании бурозубок играют незначительную роль (0,2 и 0,6%), они постоянно парази-

тируют на бурозубках и инвазируют их цестодой *L. scutigera*. Различия в показателях уровня инвазии цестодой у исследованных видов бурозубок незначительны (табл. 1).

Многочисленную группу в паразитофауне бурозубок составляют гельминты (все нематоды и цестода *T. mustelae*), жизненные циклы которых могут осуществляться как прямым путем, так и при участии промежуточных хозяев, роль которых выполняют дождевые черви. Анализируя особенности жизненного цикла и характер заражения окончательного хозяина (бурозубок), можно выделить 3 группы паразитов.

Первая – инвазионные личинки выходят из яйца только в организме хозяина. К ним относятся нематоды родов *Capillaria*, *Eucoleus*, *Hepaticola* и цестода *T. mustelae*. Заражаются ими бурозубки через загрязненные яйцами растительный покров или частички почвы.

Вторая – гельминты, инвазионные личинки которых ведут свободный образ жизни, мигрируют в почве и локализуются на наземных растениях. Сюда относятся представители родов *Parastrongyloides* и *Longistriata*.

В третью группу входят нематоды и цестоды, развитие которых происходит с участием промежуточного (*P. depressum*, *S. soricis*) и резервуарного (*D. undula*) хозяина, роль которого выполняют дождевые черви. Они, по данным А. М. Макарова (1986), составляют существенную долю в рационе обыкновенной бурозубки (66% встреч желудков).

Более крупная обыкновенная бурозубка приурочивает свою деятельность к верхнему слою почвы, где имеет широкие контакты с дождевыми червями, промежуточными и резервуарными хозяевами цестод и некоторых видов нематод. Наличие у обыкновенной бурозубки перечисленных гельминтов свидетельствует о ее широких трофических связях в исследованных биоценозах. Среди обнаруженных паразитов типичными геогельминтами являются *H. soricicola* и *P. winchesi*. Для них характерны невысокие показатели инвазии (табл. 2). Для видов, имеющих максимальные значения уровня инвазии, свойственны сложные пути циркуляции, включающие пероральный с участием промежуточных и резервуарных хозяев (капиллярииды, дилепидиды, анисакиды) и перкутанный (лонгистриаты) тип заражения.

У малой бурозубки паразитируют всего 3 вида нематод (*C. kutori*, *H. soricicola* и *Longistriata* sp.), что связано с тем, что в ее рационе крайне мала роль почвенных беспозвоночных (дождевые черви), поэтому у нее отсутствуют гельминты, развитие которых связано с ними. Малая бурозубка более «насекомоядна» и предпочитает животных с более мягкими покровами и мелких размеров. Для нее велико кормовое значение активных наземных беспозвоночных: паукообразных, сенокосцев (Макаров, 1988). Сравнение показателей уровня заражения бурозубок нематодами р. *Longistriata* подтверждает наличие пищевой избирательности у исследованных видов бурозубок (табл. 1).

Моллюски в желудках бурозубок Карелии встречаются сравнительно редко (1,4% – у обыкновенной бурозубки, у малой они вообще не обнаружены). Однако скорость их переваривания выше, чем других беспозвоночных, поэтому в действительности они могут иметь гораздо большее кормовое значение, чем это следует из частоты их встречаемости. Наше предположение подтверждают данные по зараженности *S. araneus* трематодой *B. fulvus* на о. Валаам (табл. 3). О широком использовании в питании бурозубкой обыкновенной наземных моллюсков говорят показатели встречаемости и численности цестоды *M. crassiscolex*, имеющей очень широкий круг промежуточных хозяев (Kisielewska, 1958, 1961; Матевосян, 1963; Jourdan, 1971). Наличие у малой бурозубки Карелии трематоды *R. exasperatum* указывает на тесные трофические связи между зверьком и наземными моллюсками.

Таким образом, наибольшее видовое разнообразие гельминтов выявлено у обыкновенной бурозубки, доминирующей на территории Карелии. Гельминтофауна малой бурозубки существенно беднее, чем у обыкновенной, и представлена обычными для них видами гельминтов. Различия видового состава гельминтов двух исследованных видов бурозубок определяются территориальным размещением хозяев и их пищевой дифференциацией.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (проект № 638).

ЛИТЕРАТУРА

- Аниканова В. С. Гельминты бурозубок (Insectivora: Soricidae) Южной Карелии // Всерос. науч. конф.: Систематика, таксономия и фауна паразитов. М., 1996. С. 7–8.
- Аниканова В. С., Иешко Е. П. Особенности видового разнообразия гельминтов мелких млекопитающих Карелии // Всерос. науч. конф.: История развития и современные проблемы гельминтологии в России. М., 1999. С. 3.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., 1975. 246 с.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М., 1971. 123 с.
- Макаров А. М. О летнем питании обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада. Петрозаводск, 1986. С. 53–64.
- Макаров А. М. О питании малой бурозубки (*Sorex minutus*) в бесснежный период // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 113–123.
- Матевосян Е. Н. Дилепидоидея – ленточные гельминты домашних и диких животных. М., 1963. 685 с. (Основы цестологии; Т. 3).

Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М., 1979. 232 с.

Строганов С. У. Определитель млекопитающих Карелии. Петрозаводск, 1949. 198 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. II. М., 1972. 515 с.

Jourdan J. Etude expérimentale du cycle biologique de deux espèces de *Choanotaenia* intestinaux des *Soricides* // *Z. Parasitenk.* 1971. Vol. 38. P. 333–343.

Jourdan J. Variations biogéographiques des hôtes intermédiaires dans les cycles d' *Hymenolepis* (Cestoda) Parasites de *Soricides* // *Acta Parasit. Polon.* 1975. Vol. 23, № 20. P. 247–251.

Kisielewska K. The life cycle *Choanotaenia crassis-*

colex (Linstow, 1890) (Dilepididae) and some data relating to the formation of its *Cysticercoids* // *Bull. Acad. Polon. Sci.* 1958. Vol. 2, 6. P. 79–84.

Kisielewska K. Circulation of tapeworms of *Sorex araneus* L. in biocenosis of Bialoweza National Park // *Acta Parasit. Polon.* 1961. Vol. 9. P. 331–369.

Novikov M. V. The trematodes and cestodes of *Sorex araneus* L. In Valaam island (Ladoga Lake, USSR). *Met. Inst. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro.* 1992. Vol. 87. Suppl. 1. P. 155–160.

Prokopiè J. Three species of the genus *Ctenophthalmus* (Siphonoptera) as new natural intermediate host for *Hymenolepis scutigera* // *Folia parasit.* 1969. Vol. 16. 264.

HELMINTOFAUNA OF TWO SPECIES OF KARELIAN SHREWS (*SOREX ARANEUS* L., *S. MINUTUS* L.) AND IT'S CONNECTION WITH HOST'S FEED SPECTRA

V. S. Anikanova, E. P. Ieshko

Key words: helminths, shrews (common and lesser), feed spectra, behaviour.

SUMMARY

The analysis of helminth's specific structure of common and lesser shrews of Southern Karelia has shown, that the greatest specific variety of helminths is detected at common shrew (21 species). The specific difference of helminths of two shrews species of shrews are defined by their territorial distribution and food differentiation.

АНАЛИЗ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ НАЦИОНАЛЬНЫХ ПАРКОВ «ПААНАЯРВИ» И «ОУЛАНКА»

С. В. БУГМЫРИН, Е. П. ИЕШКО, В. С. АНИКАНОВА, Л. А. БЕСПЯТОВА

Изучена паразитофауна мышевидных грызунов парков «Паанаярви» и «Оуланка». Выявлено 18 видов паразитов четырех систематических групп: *Cestoda* (6), *Nematoda* (4), *Gamasina* (7), *Ixodidae* (1). Проведен анализ паразитарных сообществ двух смежных территорий и обсуждены факторы, влияющие на значение индексов видового разнообразия. Установлено, что разнообразие паразитарного сообщества мышевидных грызунов в национальном парке «Паанаярви» выше, чем в «Оуланке».

Сведения по паразитам мышевидных грызунов Карелии немногочисленны и фрагментарны. Наиболее полно они изучены в Южной Карелии (Гущина, Маршалова, 1964; Бобровских, 1989; Аниканова, 1997; Беспятова, 1999), значительно слабее – в Центральной Карелии (Мозговой и др., 1966; Бобровских, 1989). На севере республики имеются лишь сведения по видовому составу и распространению гамазовых и иксодовых клещей (Лутта и др., 1959; Шульман, 1961; Маршалова и др., 1977). Каждое из перечисленных исследований не затрагивает всей паразитофауны, а рассматривает лишь отдельные паразитические группы, что нарушает целостное представление о процессах, происходящих в системе паразит – хозяин. Данная работа – это попытка комплексного изучения паразитофауны, в основе которого рассмотрение паразитарного сообщества принимается биоценотическая открытая система коактирующих популяций паразитов и экологически и филогенетически близких видов хозяев (Федоров, 1996). Исследования на этом уровне позволяют использовать различные индексы разнообразия, заимствованные из общей биологии, главная область применения которых – биомониторинг окружающей среды.

Материалы и методы

Исследования проводились на северо-западе Карелии и северо-востоке Финляндии, на территории граничащих друг с другом национальных парков: «Паанаярви» (Россия) и «Оуланка» (Финляндия). В основу работы положены данные по паразитам трех видов мышевидных грызунов: рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* (61 экз.), красная *Cl. rufocanus* (1 экз.), полевка-экономка *Microtus oeconomus* (3 экз.). Материал собирался в разное время и в разных точках:

- (i) середина июля 1998 г. в юго-восточной части парка «Паанаярви» отловлено 12 особей рыжей полевки и 3 полевки-экономки.

- (ii) начало октября 1999 г. там же, пойманы только представители рыжей полевки (17 экз.).

- (iii) конец сентября 1999 г. в окрестностях биологической станции «Оуланка» добыты *Cl. glareolus* (32 экз.) и *Cl. rufocanus* (1 экз.).

Мелкие млекопитающие отлавливались ловушками «Геро». При каждом учете ставилось по 25 шт. через 5 м в одну линию с экспозицией трое суток. Вид грызунов определялся по Л. Сиивонену (1979). При отнесении животных к той или иной возрастной группе учитывался вес, длина тела, состояние репродуктивной системы, для рыжих полевок – степень развития коренных зубов (Тупикова и др., 1970).

Сбор и фиксация паразитологического материала велись по общепринятым методикам (Жмаева и др., 1964; Ивашкин и др., 1971). Видовая идентификация гельминтов проводилась по Т. Гензову (1984), «Определителю...» (1978, 1979), гамазовых клещей – по Н. Г. Брегетовой (1977), иксодовых – по Н. А. Филипповой (1977). Группы *Siphonoptera*, *Anoplura* до вида не определялись, вследствие чего при расчетах видового разнообразия они учитывались как отдельная таксономическая единица.

Разнообразие (H) и выровненность (E) паразитарного сообщества рассчитывали с помощью индекса Шеннона (Мэгарран, 1992).

$H = -\sum P_j \ln P_j$, где P_j – доля определенного вида паразита в данной выборке.

$E = H / \ln S$, где S – количество видов.

Для оценки достоверности различия между показателями H применялся критерий Стьюдента (t) (Hutcheson, 1970):

$t = H_1 - H_2 / (VH_1 + VH_2)^{1/2}$, где H_1 и VH_2 – дисперсии разнообразия.

Таблица 1. Паразиты мелких млекопитающих в национальном парке «Паанаярви» (июль 1998)

Table 1. The parasites of small mammals in Paanajarvi N. P. (july 1998)

Вид	<i>Cl. glareolus</i> (n – 12)			<i>M. oeconomus</i> (n – 3)		
	n	ИИ, экз.	ИО, экз.	n	ИИ, экз.	ИО, экз.
Цестоды						
<i>Paranoplocephala dentata</i> Gal.	2	1	0,17	0	0	0
<i>P. omphalodes</i> Herman	2	1–2	0,25	1	1	0,3
<i>P. gracilis</i> Tenora et Murai	3	2–5	0,98	0	0	0
<i>Catenotaenia cricetorum</i> Kirs.	1	2	0,17	0	0	0
Нематоды						
<i>Heligmosomum mixtum</i> Schulz	7	1–5	1,1	0	0	0
<i>Heligmosomoides glareoli</i> Bayl.	3	1	0,25	0	0	0
<i>Syphacia petruszewiczii</i> Bern.	3	2–6	0,78	0	0	0
Иксодовые клещи						
<i>Ixodes trianguliceps</i> Bir.	1	1	0,08	0	0	0
Гамазовые клещи						
<i>Hirstionyssus isabellinus</i> Oudms.	4	1–49	4,3	1	10	3,3
<i>Hi. eusoricis</i> Breg.	3	1–2	0,33	0	0	0
<i>Hyperlaelaps arvalis</i> Zachv.	0	0	0	3	5–14	10,3
<i>Laelaps hildae</i> C. L. Koch	0	0	0	1	11	3,6
<i>Eulaelaps stabularis</i> C. L. Koch	2	1	0,17	0	0	0
<i>Haemogamasus nidi</i> Mich	6	1–2	0,75	2	1	0,6
Блохи	7	8–14	3,1	1	10	3,3
Вши	8	1–34	4,9	0	0	0

* n – число хозяев, зараженных данным паразитом.

Таблица 2. Паразиты *Cl. glareolus* в национальных парках «Паанаярви» и «Оуланка» (сент.–окт. 1999)Table 2. The parasites of *Cl. glareolus* in Paanajarvi and Oulanka N. P. (sep.–oct. 1999)

Вид	«Паанаярви»			«Оуланка»		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Цестоды						
<i>Anoplocephalidae</i> sp.	5,8	1	0,06	0	0	0
<i>Taenia</i> sp.	17,6	1	0,18	9,03	1–3	0,18
Нематоды						
<i>Heligmosomum mixtum</i> Schulz.	88	1–6	2,53	96,9	1–31	5,15
<i>Heligmosomoides glareoli</i> Bayl.	58,8	1–15	2,41	0	0	0
<i>Syphacia petruszewiczii</i> Bern.	29,4	2–48	7,05	18,1	4–62	4,57
<i>Capillaria</i> sp.	5,8	4	0,24	0	0	0
Гамазовые клещи						
<i>Cyrtolaelaps mucronatus</i> Can.	11,7	1	0,18	0	0	0
<i>Hi. isabellinus</i> Oudms.	5,8	1	0,06	18,1	1–7	0,33
<i>Haemogamasus nidi</i> Michael	17,6	1–4	0,47	6,1	1	0,06
Вши	35,3	1–15	1,82	54,5	1–30	5,6
Блохи	65,3	1–3	0,82	45,5	1–7	1,27

Степень сходства видового состава паразитов оценивали коэффициентом Жаккара (Cj) (Мэгаран, 1992):

$C_j = j/a + b - j$, где j – число общих видов на обоих участках, a – число видов на участке А, b – число видов на участке В.

Результаты и обсуждение

На участке (i) выявлено 14 видов паразитов, относящихся к четырем таксономическим группам, из них: *Cestoda* (4), *Nematoda* (3), *Gamasina* (6), *Ixodidae* (1), а также *Siphonoptera* и *Anoplura* (табл. 1). Гамазовые клещи представлены тремя семействами: *Laelaptidae*, *Liponyssidae* и *Haemogamasidae*; цестоды – двумя: *Anoplocephalidae* (*Paranoplocephala dentata*, *P. omphalodes*, *P. gracilis*), *Catenotaeniidae* (*Catenotaenia cricetorum*); нематоды – двумя: *Heligmosomatidae*

(*Heligmosomum mixtum*, *Heligmosomoides glareoli*), *Syphaciidae* (*Syphacia petruszewiczii*).

В количественном отношении в паразитарном сообществе преобладали эктопаразиты. Так, показатели экстенсивности инвазии (ЭИ) и индекса обилия (ИО) у вшей были соответственно 55% и 4,9; блох 53% и 3,1; *Hirstionyssus isabellinus* 30% и 4,3. Из эндопаразитов наибольшая встречаемость отмечена для нематоды *H. mixtum* (ЭИ – 52%, ИО – 1,1).

Наибольшее число паразитов обнаружено у рыжей полевки (12). У полевки-экономки отмечены только блохи, гамазовые клещи: *L. hildae*, *H. arvalis* и цестода *P. omphalodes*. Рассчитанные индексы разнообразия (H) и выровненности (E) паразитарного сообщества мелких млекопитающих равнялись 2,34 и 0,8 соответственно.

(ii) обнаружено 9 видов паразитов: цестоды (2), нематоды (4), гамазовые клещи (3), а также вши и блохи (табл. 2). Преобладали нематоды

S. petrusewiczii (30%, 7,1) и *H. mixtum* (88%, 2,5). $H = 1,73$; $E = 0,72$.

(iii) отмечено 6 видов паразитов (табл. 2). Наиболее многочисленными были *S. petrusewiczii* (18%; 4,6), *H. mixtum* (97%, 5,2), *Anoplura* (55%, 5,6). На красно-серой полевке обнаружены только представители отряда *Anoplura*. $H = 1,54$; $E = 0,74$.

Репрезентативное сравнение паразитарных сообществ национальных парков «Паанаярви» и «Оуланка» можно проводить только на основании выборок (ii) и (iii), поскольку они брались примерно в одно время, тем самым исключается эффект закономерных сезонных изменений в их составе. Для обоих сообществ характерно:

– низкое значение видового разнообразия $H = 1,73$ и $1,54$ соответственно.

– доминирование одних и тех же видов: *H. mixtum*, *S. petrusewiczii*.

Паразитофауна мелких млекопитающих парка «Оуланка» характеризуется меньшим видовым богатством (5) по сравнению с «Паанаярви» (9) (табл. 2). В частности, здесь отсутствуют как паразиты со сложным жизненным циклом (*Anoplocephalidae* sp., *Capillaria* sp.), так и с простым (*H. glareoli*). Помимо этого, наблюдается очень высокая интенсивность инвазии *H. mixtum* (ИО – 5,2) при 100%-й зараженности *Cl. glareolus* этой нематодой, что приводит к получению более низкого значения разнообразия (H) и выровненности (E) для данного сообщества.

Расчет по индексу Жаккара β -разнообразия трех представленных паразитарных сообществ (i), (ii), (iii) показал, что сходство видового состава между осенними выборками выше, чем между летней в «Паанаярви» и осенней там же и в «Оуланке» (рис. 1).

	«Паанаярви» июл. 98	«Оуланка» сент. 99
«Паанаярви» окт. 99	0,37	0,64
«Оуланка» сент. 99	0,37	

Рис. 1. Значение коэффициента сходства трех исследуемых сообществ

Fig. 1. The value of similarity coefficient for the three communities

Эти результаты в большей мере являются не следствием качественного отличия данных сообществ, а более бедного видового состава паразитов в осенних сборах, в частности, за счет выпадения представителей таких групп, как цестоды и гаммазовые клещи.

Сходная картина получается и при расчете разнообразия с помощью коэффициента Шеннона, который отражает как качественный, так и количественный состав паразитарного сообщества. Критерий Стюдента (t) позволяет сравнить разнообразие этих сообществ. Получено, что для пар «лето

Паанаярви – осень Оуланка» и «лето Паанаярви – осень Паанаярви» ($t = 5,6$ и $4,17$ соответственно) разнообразие значительно различно, причем июльское сообщество разнообразнее осенних при $p > 0,01$. Для пары «осень Паанаярви – Оуланка» ($t = 2,26$) на данном уровне значимости различие не достоверно, но оно достоверно при $p > 0,05$.

Величина индекса Шеннона, применяемого нами для оценки α -разнообразия паразитарного сообщества, определяется двумя основными параметрами – видовым богатством и относительным обилием видов (Мэгарран, 1992). В нашей работе самое высокое значение видового разнообразия и выровненности получено для июльских сборов (i). Можно предположить ряд причин, обуславливающих это:

1. Видовой состав хозяев

Структуру и состав паразитарного сообщества определяют доминирующие виды хозяев и их паразиты (Федоров, 1996). На территории парков «Оуланка – Паанаярви» самым распространенным и многочисленным представителем мелких млекопитающих является рыжая полевка. На всех трех участках ядро паразитарного сообщества представлено видами, типичными для этого животного (*H. mixtum*, *S. petrusewiczii*, *Hi. isabellinus*). Однако присутствие в июльских сборах полевки-экономки дополнило список паразитов видами, специфичными для рода *Microtus* (*L. hilaris*, *H. arvalis*). Это привело к увеличению общего видового богатства данного паразитарного сообщества и получению более высокого значения H .

2. Возрастная структура популяции хозяина

Многими авторами указывается на неравнозначность зараженности паразитами различных возрастных групп хозяев (Киршенблат, 1938; Соснина, 1957; Haukisalmi, 1988). В частности, с увеличением возраста хозяина отмечается рост экстенсивности и интенсивности инвазии эндопаразитами. В наших сборах присутствуют полевки трех возрастных групп: половозрелые, рожденные в прошлом году (9–10 мес.), половозрелые текущего года (3–4 мес.) и ювенильные (1–2 мес.). Сравнивая характер зараженности этих полевок, можно отметить большее разнообразие паразитофауны у зимовавших особей за счет появления у них биогельминтов (рис. 2). Данная тенденция, по-видимому, связана со спецификой питания хозяев в различные сезоны года. По литературным данным (Ивантер, 1975), в марте – апреле в рационе рыжей полевки до 12% возрастает доля животных кормов (личинки и взрослые формы членистоногих), что способствует увеличению интенсивности заражения паразитами со сложным циклом развития. Присутствие в начале лета зимовавших особей *S. glareolus* обуславливает большее разнообразие паразитарного сообщества.

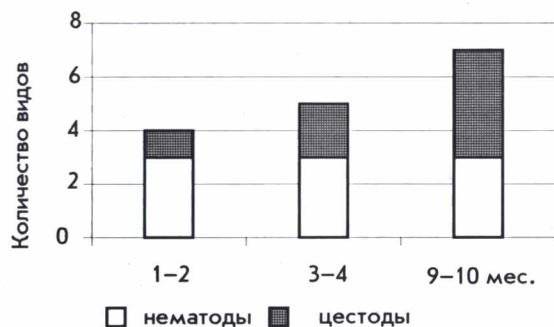


Рис. 2. Количество видов гельминтов у разных возрастных групп рыжей полевки

Fig. 2. Number of helminth species in different age groups of bank vole

3. Сезонная динамика численности паразитов

В. Хаукисалми (Haukisalmi, 1988), изучая сезонную динамику численности гельминтов *Cl. glareolus*, отмечал различный ее характер у доминирующих (*H. mixtum*, *Cafenotaenia* sp.) и редких видов (*S. petrusewiczii*, *Capillaria* sp., *Paranoplocephala* sp.). Так, для *H. mixtum* обычно возрастание интенсивности инвазии в осенне-зимний период и последующий резкий спад весной – в начале лета. Причины, обуславливающие данный факт, могут сводиться либо к детерминированной паразитами смертности гиперинвазированных хозяев, либо к выводу нематод из организма. Применимо к нашему материалу наблюдается увеличение индекса обилия *H. mixtum* в осенних сборах по сравнению с летом с 1,1 до 2,53 (max ИИ – 6) в «Паанаярви» и

5,15 (max ИИ – 31) в «Оуланке», что согласуется с данными В. Хаукисалми.

У редких видов гельминтов изменения численности менее регулярны и предсказуемы. Так, для паразитов со сложным циклом развития встречаемость, вероятно, определяется моделями сезонной динамики в биотопе их промежуточных хозяев. Для *S. petrusewiczii*, паразита с прямым циклом развития, предполагают наличие передачи инвазии при контакте хозяев друг с другом (Lewis, 1968). Соответственно максимальная зараженность наблюдается в репродуктивный период популяции хозяина, когда увеличиваются плотность и частота контакта между особями. Максимальное разнообразие большинства групп эктопаразитов приходится на летний период, а минимальное – на весну и осень.

Таким образом, в зависимости от периода сбора материала будет варьировать относительное обилие паразитов, а следовательно, и значение *H*. Однако при интерпретации мер разнообразия надо учитывать агрегированный характер распределения в популяции хозяина некоторых паразитов. Так, при учете гиперинвазированных особей (численность *S. petrusewiczii* может достигать 600 экз. в одном звере) в сообществе резко снижается доля других видов, и получаемое заниженное значение индекса разнообразия не адекватно отражает действительную ситуацию.

Данная работа – это первое изучение паразитофауны мелких млекопитающих в национальных парках «Паанаярви» и «Оуланка», и последующие исследования, несомненно, дополнят приведенный нами список паразитов. Однако уже сейчас видно, что, несмотря на близость территорий, различия в паразитарных сообществах мышевидных грызунов существуют.

ЛИТЕРАТУРА

- Аниканова В. С. Гельминтофауна мышевидных грызунов Карелии // Материалы 1-й междунар. конф. Баренц Евро-Арктического региона. Петрозаводск, 1997. С. 34–35.
- Беспятова Л. А. Акарофауна мелких млекопитающих южной Карелии // VII акарологическое совещание: Тез. докл. СПб., 1999. С. 10–11.
- Бобровских Т. К. Иксодовые клещи (подсемейство Ixodidae) Карелии. Петрозаводск, 1989.
- Брегетова Н. Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea): Краткий определитель. М.; Л., 1956. 246 с.
- Генов Т. Хелминты на насекомоядные бозайници и гризачите в България. София, 1984. 348 с.
- Гущина А. И., Маршалова Н. А. Гамазовые клещи грызунов и насекомоядных южной Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л., 1964. С. 92–99.
- Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г. Кровососущие клещи (Arthropoda, Frachnoidea, Chelicerata): Общие вопросы сбора и обработки материалов // Методы изучения природных очагов болезней и человека. М., 1964.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., 1975. 246 с.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М., 1971. 122 с.
- Киршенблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. Л., 1938.
- Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман Р. Е. К распространению иксодовых клещей в Карелии // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вып. XIV. Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 72–83.
- Маршалова Н. А., Лутта А. С., Быкова Х. И. Кровососущие членистоногие // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977. С. 127–135.
- Мозговой А. А. и др. К гельминтофауне грызунов и зайцев Карелии // Тр. гельм. лаборатории. Т. 17. М., 1966. С. 95–103.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 182 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды. М., 1978. 232 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы. М., 1979. 272 с.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М., 1979. 232 с.

Соснина Е. Ф. Паразиты мышевидных грызунов Гиссарской долины и южного склона Гиссарского хребта (Таджикистан) // Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР. 1957. 64. С. 1–165.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1970. С. 1–11.

Федоров К. П. О биоценотической целостности сообществ паразитов и их хозяев // Сибирский экологический журн. Вып. 6. 1996. С. 541–553.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae // Фауна СССР. Т. IV, вып. 4. Л., 1977.

Шульман Р. Е. К фауне гамазовых клещей с мелких млекопитающих Карелии // Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, 1961.

Haukisalmi V., Henttonen H., Tenora F. Population dynamics of common and rare helminths in cyclic vole populations // J. Animal Ecology. 57. 1988. P. 807–825.

Hutcheson K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula // J. Theor. Biol. 1970. 29. P. 151–154.

Lewis J. W. Studies on the helminth parasites of the long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus* in Wales // J. of Zoology (London). 1968. 154. P. 313–331.

THE ANALYSIS OF SMALL RODENTS PARASITE COMMUNITIES IN PAANAJARVI AND OULANGA NATIONAL PARKS

S. V. Bugmyrin, E. P. Ieshko, V. S. Anikanova, L. A. Bespaytova

Key words: small rodents, parasite communities, biodiversity, National Park.

SUMMARY

The small rodents parasite fauna in Paanajarvi and Oulanka NP was studied. 18 parasite species belonging to 4 taxonomic groups *Cestoda* (6), *Nematoda* (4), *Gamasina* (7), *Ixodidae* (1) were found. The comparative analyze of parasite communities in both territories was carry out. Some factors influenced the biodiversity value were discussed. It was established, that the diversity of rodents parasite community in P. N. P. is higher than those in O. N. P.

ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ LARUS CANUS, L. ARGENTATUS И STERNA HIRUNDO ОНЕЖСКОГО И ЛАДОЖСКОГО ОЗЕР

Р. С. МАРТЬЯНОВ

Приводится список гельминтов, встречающихся в кишечнике и почках сизой чайки (*Larus canus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*). Проанализирована экстенсивность заражения чаек отдельными родами гельминтов.

На территории Карелии зарегистрировано 6 гнездящихся видов чаек рода *Larus* — серебристая (*L. argentatus*), сизая (*L. canus*), озерная (*L. ridibundus*), клуша (*L. fuscus*), морская (*L. marinus*), малая (*L. minutus*), и 3 вида крачек рода *Sterna* — речная (*S. hirundo*), полярная (*S. paradisaea*), малая (*S. albifrons*). Наиболее распространенными из них на юге Карелии в районе Ладожского и Онежского озер являются сизая, серебристая, озерная чайки и речная крачка (Зимин и др., 1993). Все эти виды птиц могут создавать как моновидовые, так и смешанные колонии на островах и берегах больших и малых водоемов. Чайки играют важную роль в структуре сообществ водных и околоводных организмов, благодаря своей многочисленности и звиртопности. Они являются окончательными хозяевами многих видов паразитов, чьи жизненные циклы могут объединять представителей ракообразных, моллюсков и рыб.

Чайки также могут быть распространителями возбудителей гельминтозов промысловых рыб, домашних птиц, некоторых млекопитающих и человека. Примером таких заболеваний могут служить диплостомоз, лигулез, котилуроз, дифиллоботриоз и др. Распространение этих возбудителей иногда может приводить к эпизоотиям рыб, что влечет за собой резкие изменения численности последних.

В настоящее время в литературе имеются очень незначительные данные по фауне гельминтов водоплавающих птиц в данных регионах. Главным образом они касаются регистрации наличия классов гельминтов и процента инвазии птиц (работа 319-й Союзной гельминтологической экспедиции в Карелии 1961–1962 гг.). К тому же исследования проводились лишь в Лоухском, Беломорском, Медвежьегорском районах и окрестностях г. Петрозаводск.

Максимально инвазированы птицы, связанные с водоемами: гагары и чистики (100%), чайки (86,5%), кулики (93,0%), гусиные (88,3%) (А. А. Мозговой и др., 1966 г.).

В 1949–1962 гг. лабораторией паразитологии Института биологии Карельского филиала АН СССР проводились работы по паразитам рыбоядных птиц Карелии. Материал собирался на нескольких озерах Карелии, в том числе: Святозере (1949–1950, 1958), Сегозере (1958), Сямозере (1958), Среднем и Верхнем Куйто (1959–1960), Падозере (1962), заливах Онежского озера и в его окрестностях (1961–1962). К сожалению, результаты этих работ остались неопубликованными. В музее Института биологии хранится лишь коллекция постоянных препаратов цестод и трематод рыбоядных птиц.

Материалы и методы

Данная работа является началом инвентаризационных исследований, результаты которых могут быть полезны при выяснении причин заболеваний домашних животных, циклов развития паразитов, а также вопросов миграции чаек.

Материалом послужили постоянные препараты из коллекции лаборатории паразитологии Института биологии КарНЦ РАН, по которым был составлен список гельминтов, встречающихся в кишечнике и почках сизой чайки (*Larus canus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*) (табл. 1).

В 1999 г. нами были возобновлены исследования гельминтофауны чаек. Материал собирался в районе о. Кижы (Онежское озеро) и на восточном побережье Ладожского озера (Олонецкий район). Вскрытие чаек проходило по методике неполного гельминтологического вскрытия (обследовались только пищеварительная система, печень и полость тела) (Скрябин, 1928 по: Дубинина, 1971).

В результате полевых работ обследованы 33 особи трех видов — сизой чайки (13 экз.), серебристой чайки (14 экз.) и речной крачки (6 экз.). Из всех исследованных птиц заражено трематодами 79%, цестодами 30%, нематодами 33%. Скребней обнаружено не было (табл. 2).

Таблица 1. Гельминтофауна сизой чайки (*Larus canus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*) Карелии (1949–1962)

Table 1. Helminthes of Common Gull (*Larus canus*) and Common Tern (*Sterna hirundo*) in Karelia (1949–1962)

Вид гельминтов	Сизая чайка (<i>Larus canus</i>)	Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i>)
Cestoda		
<i>Diphylobothrium dendriticum</i>	+	+
<i>Ligula intestinalis</i>	+	
<i>Choanotaenia porosa</i>	+	
<i>Pseudanomotenia microcantha</i>	+	
Trematoda		
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	+	
<i>Echinostoma revolutum</i>	+	
<i>Diplostomum helveticum</i>	+	
<i>D. mergi</i>	+	+
<i>D. spathaceum</i>	+	
<i>D. volvens</i>	+	+
<i>Cotylurus pileatus</i>		+
<i>Plagyoliphe morosovi</i>		+
<i>Plagiorchis elegans</i>	+	
<i>P. laricola</i>		

Таблица 2. Количество вскрытых и зараженных птиц

Table 2. Number of investigated and infected birds

Вид птиц	Кол-во вскрытых птиц	Кол-во зараженных птиц			
		Трематоды	Цестоды	Нематоды	Скребни
Сизая чайка	13	12 (92)*	7 (54)	6 (46)	0
Серебристая чайка	14	13 (93)	3 (21)	5 (36)	0
Речная крачка	6	1 (6)	0 (6)	0 (6)	0

* Перед скобками – число зараженных птиц; в скобках – процент зараженных птиц от общего количества вскрытых птиц, если их количество было равно или больше 10 (если их количество было меньше 10, то в скобках ставилось количество вскрытых птиц).

Таблица 3. Экстенсивность заражения отдельными родами гельминтов сизой чайки (*Larus canus*), серебристой чайки (*L. argentatus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*) Онежского и Ладожского озер (1999), %

Table 3. Extensiveness of helminth infestation of the Common Gull (*Larus canus*), Herring Gull (*L. Argentatus*) and Common Tern (*Sterna hirundo*) on Onega and Ladoga lakes (1999), %

Род гельминтов	Сизая чайка (<i>Larus canus</i>)	Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i>)	Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i>)
Trematoda			
<i>Echinostoma</i>	31		
<i>Diplostomum</i>	92	93	
<i>Cotylurus</i>	8		
<i>Ichthyocotylurus</i>	8	14	
<i>Pachytrema</i>		14	
<i>Plagiorchis</i>	15	21	
<i>Plagyoliphe</i>			17
<i>Renicola</i>		14	
<i>Stictodora</i>	54	43	
Cestoda			
<i>Diphylobothrium</i>	30	14	
<i>Ligula</i>		7	
<i>Choanotaenia</i>	8		
<i>Pseudanomotenia</i>	8	7	
<i>Aploparaksis</i>	8	7	
Nematoda			
<i>Thominx</i>	31	14	
<i>Capillaria</i>	15		
<i>Contracaecum</i>		28	

Результаты

Исследования показали (табл. 2), что наиболее распространенными группами паразитов являются трематоды (79% всех птиц). Заражен-

ность чаек цестодами и нематодами приблизительно одинаковая (30 и 33% соответственно). Из обследованных видов наиболее часто инвазированы сизые и серебристые чайки, а наименее заражены речные крачки.

Таблица 4. Сравнительная таблица гельминтофаун сизой чайки (*Larus canus*), серебристой чайки (*L. argentatus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*) Южной Карелии и Якутии

Table 4. Comparative table of helminth faunas of Common Gull (*Larus canus*), Herring Gull (*L. argentatus*) and Common Tern (*Sterna hirundo*) from Yakutia and Southern Karelia

Род гельминтов	Сизая чайка (<i>Larus canus</i>)	Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i>)	Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i>)
Cestoda			
<i>Ligula</i>	Y/K*	K**	
<i>Diphyllbothrium</i>	Y/K	Y/K	Y/K
<i>Shistocephalus</i>			Y
<i>Tethrabothis</i>		Y	Y
<i>Lateriporus</i>	Y***	Y	Y
<i>Pseudanomotenia</i>	Y/K	Y/K	Y
<i>Choanotaenia</i>	Y/K	Y	Y
<i>Aploparaksis</i>	Y/K	Y/K	
<i>Laricanthus</i>	Y	Y	
<i>Wardium</i>	Y	Y	Y
Trematoda			
<i>Leucochloridium</i>			Y
<i>Tanaisia</i>	Y/K	Y	Y
<i>Plagiorchis</i>	Y/K	Y/K	Y/K
<i>Plagiolyphe</i>	Y		Y/K
<i>Prostogonimus</i>	Y		Y
<i>Renicola</i>	Y	Y/K	Y
<i>Echinostoma</i>	K	Y	
<i>Echinoparyphium</i>		Y	Y
<i>Aporchis</i>		Y	Y
<i>Mesorchis</i>			Y
<i>Galactosomum</i>			Y
<i>Tetracladium</i>			Y
<i>Himastha</i>		Y	
<i>Microparyphium</i>		Y	
<i>Cercarioides</i>		Y	
<i>Sobolephya</i>		Y	
<i>Stictodora</i>	Y/K	Y/K	
<i>Gymnophallus</i>	Y	Y	
<i>Cryptocotyle</i>	Y	Y	Y
<i>Heterophyes</i>			Y
<i>Erschoviorchis</i>	Y	Y	Y
<i>Pachytrema</i>		Y/K	Y
<i>Gigantobilharzia</i>			Y
<i>Ornithobilharzia</i>		Y	Y
<i>Diplostomum</i>	Y/K	Y/K	Y/K
<i>Cotylurus</i>	Y/K	Y	Y/K
<i>Ichthyocotylurus</i>	K	K	
<i>Cardiocephalus</i>	Y	Y	
<i>Parastrigea</i>	Y	Y	
Nematoda			
<i>Capillaria</i>	Y/K		
<i>Thominx</i>	Y/K	Y/K	Y
<i>Eucoleus</i>	Y		
<i>Syngamus</i>			Y
<i>Contracaecum</i>	Y	Y/K	
<i>Tetrameres</i>	Y		Y
<i>Cosmocephalus</i>	Y	Y	
<i>Paracuaria</i>	Y	Y	Y
<i>Pectinospirura</i>		Y	
<i>Rusguniella</i>		Y	
<i>Victorocara</i>		Y	
<i>Streptocara</i>	Y		
<i>Eufilaria</i>			Y

* Y/K – гельминты, встречающиеся в чайках Якутии (Рыжиков и др., 1973, 1974) и Южной Карелии (исследования 1949–1999 гг.).

** K – гельминты, встречающиеся в чайках Карелии.

*** Y – гельминты, встречающиеся в чайках Якутии.

В кишечниках, печени и полости тела сизой чайки встречаются представители 6 родов трематод, 4 родов цестод и 2 родов нематод (табл. 3).

В тех же органах серебристой чайки были обнаружены представители из 6 родов трематод, 4 родов цестод и 2 родов нематод. В кишечнике

речной крачки были найдены паразиты лишь из одного рода трематод — *Plagioliphe*. Наибольшее распространение среди трематод получают представители рода *Diplostomum*, из цестод — *Diphyllbothrium*, из нематод — *Thominx*.

Большинство родов трематод и цестод, обнаруженных при обследовании чаек из Онежского и Ладожского озер, характерны и для таких небольших внутренних озер, как Святозеро, Сегозеро, Сямозеро, Среднее и Верхнее Куйто и Падозеро (табл. 1–3). Однако в чайках с Ладожского и Онежского озер были зарегистрированы несколько родов трематод (*Ichthyocotylurus*, *Pachytrema*, *Renicola*, *Stictodora*) и цестод рода *Aploparaksis*, упоминания о которых ранее не встречались в литературе, посвященной исследованиям паразитов чаек в Карелии.

Проанализировав табл. 4, можно заметить, что гельминтофауна чаек Якутии включает гораздо больше паразитов из разных родов, чем гельминтофауна чаек Южной Карелии. По-видимому, это связано с большим видовым разнообразием рыб в Сибири, которые являются промежуточными хозя-

евами для паразитов чаек. Если сравнивать отдельно по видам хозяев, то в кишечниках сизых чаек Карелии были обнаружены представители трематод родов *Ichthyocotylurus* и *Echinostoma*, первые из которых отсутствуют в гельминтофауне чаек Якутии, а представители второго рода были найдены в кишечниках серебристых чаек. Что касается серебристых чаек Южной Карелии, то в отличие от своих сибирских соплеменников, в них были обнаружены представители цестод рода *Ligula*, которые в Якутии обычны для сизых чаек. В остальном же никаких специфических для Южной Карелии групп паразитов обнаружено не было.

В заключение хочется сказать, что подавляющее большинство водоемов Карелии, на которых гнездятся рыбацкие птицы (даже такие крупные, как Онежское и Ладожское озера), остаются недостаточно изученными в плане определения полной гельминтологической ситуации. Таким образом, эта публикация может стать началом нового этапа в исследовании гельминтофауны рыбацких птиц Карелии.

ЛИТЕРАТУРА

Дубинина М. Н. Паразитологическое исследование птиц. Вып. 4. Л., 1971. 140 с.

Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В. и др. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, 1993. 220 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л., 1987. 583 с.

Определитель трематод рыбацких птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиды, стригиды). М., 1986. 216 с.

Работа 319-й Союзной гельминтологической экспе-

диции в Карелии 1961–1962 гг. / Мозговой А. А., Попова Т. И., Кулачкова В. Г. и др. // Гельминты животных северных районов СССР: Тр. ГЕЛАН. Т. 17. 1966 с.

Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачев Л. М. и др. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (нематоды и акантоцефалы). М., 1973. 204 с.

Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачев Л. М. и др. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (цестоды и трематоды). М., 1974. 340 с.

Смогоржевская Л. А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев, 1976. 416 с.

HELMINTHOLOGICAL STUDIES OF *LARUS CANUS*, *L. ARGENTATUS* И *STERNA HIRUNDO* AT THE ONEGO AND LADOGA LAKES

R. S. Martyanov

Key words: Common Gull, Common Tern, Herring Gull, extensiveness, helminths.

SUMMARY

The list of helminths meeting in an intestine and nephroses of the Common Gull (*Larus canus*) and Common Tern (*Sterna hirundo*) was composed. The extensiveness of the gulls infestation by separate genera of helminths is analyzed.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПАРАЗИТАРНОЙ МОДИФИКАЦИИ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ХОЗЯЕВ

Б. З. КАУФМАН

Проведенный анализ показал, что индуцируемые при паразитарных инвазиях поведенческие реакции, связанные с репродуктивными процессами хозяина, в большинстве случаев не представляют собой чего-то качественно отличающегося от присущего последнему поведенческого диапазона. Целью модификаций служит не только оптимизация условий циркуляции инвазионного материала и условий обитания паразита в хозяине, но и отчасти противодействие депрессии популяции хозяев.

Индукция и модификация паразитами репродуктивного поведения хозяев, как промежуточных так и дефинитивных, разнообразна и не поддается универсальной трактовке (Кауфман, 1999). В настоящее время представляет особый интерес не сам обзор изменений реакций, а попытка разобраться в смысле этого феномена, поскольку даже предварительный анализ имеющихся фактов указывает на неприемлемость однозначного классического объяснения всего спектра исключительно оптимизацией условий жизнедеятельности паразита.

Часть модификаций достаточно очевидна — примером может служить имитация яйцекладки у комаров, инвазированных *Platiphora collessi*, в результате чего зараженные самки возвращаются к водоему и споры паразита попадают в воду (Laird, 1959). Такие стимулируемые реакции, базирующиеся на индукции нормального в целом поведенческого процесса (механизм запуска которого, однако, может отличаться от присущего хозяину), достаточно часты и наблюдаются у представителей различных групп паразитических организмов. Вместе с тем смысл некоторых отмеченных реакций, а главное эволюционная основа, на которой они базируются, далеко не так ясны. В первую очередь к ним относятся изменения преферентного поведения. Их адаптивная функция для паразита понятна, имеются также достаточно веские основания предположить определенное значение этого и для хозяина. При этом ряд модификаций не имеет прямого отношения к репродуктивному поведению, связанному с оптимизацией условий для паразита. Одним из примеров может служить изменение фотопреферентного поведения, в частности, выбор более освещенных участков.

На этапах формирования первичных жизненных циклов с беспозвоночными в роли дефинитивных хозяев увеличение интенсивности фотореакции могло иметь значение, связанное с физиологическим воздействием света исключительно на хозяина. Известно, что у ряда форм, в частности у моллюсков, уд-

линение светового дня и усиление освещенности стимулируют оогенез и овипозицию и существенно увеличивают общее количество откладываемых яиц (Березкина, 1981 и др.). Изменением поведения достигался двойной эффект: в совокупности с полной паразитарной кастрацией вещества, используемые на репродуктивные процессы, в свою очередь, стимулируемые усилением освещенности, перераспределялись на ростовые («паразитарный гигантизм») и отчасти связанные с ними трофические процессы, что было, безусловно, выгодно паразиту. Так, например, вес сухой массы моллюсков *Limnaea truncatula*, зараженных личинками *Fasciola hepatica*, вдвое превышал вес незараженных. При этом увеличение массы происходило исключительно за счет переключения пищевых запасов с гамето-генеза на тканевой рост, гигантизм моллюсков был обусловлен не эндокринными нарушениями, а представлял собой результат усиленного питания (Wilson, Denison, 1980). Однако в случае частичной кастрации таким образом достигалось гиперфункционирование действующих долей желез, способствовавшее поддержанию определенного численного уровня популяции хозяина, и это в данном случае особенно важно для функционирования системы в целом, ее резистентной части.

Крайне интересны некоторые из используемых паразитом стратегий. В некоторых случаях инвазия половозрелых моллюсков приводит не к необратимой деформации, а к задержке развития, в частности мужских половых желез. При этом полное отсутствие яйцекладки отмечалось при заражении неполовозрелых моллюсков, тогда как инвазия половозрелых особей приводила к снижению яйцепродукции лишь через две недели, как было установлено на примере взаимодействия *Schistosoma mansoni* и моллюсков *Biomphalaria glabrata* (Meier, Meier-Brook, 1981). Половая система может не повреждаться вообще. Редии некоторых трематод (*Riberoia marini quadelopensis*) проникают в мозг моллюска (*Biomphalaria glabrata*), локализуясь на уровне

церебральной комиссуры и ингибируют процессы яйцекладки (Nassi, 1979). Естественно, это существенно снижает негативный эффект действия инвазии на популяционные параметры хозяина. Таким образом, и при частичной кастрации паразитом используются нормальные для хозяина поведенческие реакции, что способствовало коадаптационным процессам на ранних этапах становления паразито-хозяинских отношений. Более того, ряд экспериментальных данных свидетельствует о крайне неблагоприятном действии полной кастрации хозяина на рост и развитие паразита. Одним из примеров может служить подавление ростовых процессов *Hymenolepis microstoma* при кастрации самцов мышей, в которых они развивались, — процесс, обусловленный недостатком тестостерона (Novak et al., 1981). Индуцирование реакций, как репродуктивных, так и других поведенческих, отличающихся от естественного арсенала хозяина, по-видимому, — эволюционно более позднее приобретение.

Одно из наиболее интересных следствий паразитарной кастрации наблюдается в модификации поведения некоторых гематофагов. Отмечено, что паразитирование ряда мермитид, в частности *Empidomermis riouxi*, задерживает развитие яичников у самок комаров и ингибирует половую активность самцов (Doucet et al., 1979). В свою очередь, недоразвитие яичников приводит к снижению выделения экдизона, одна из функций которого — стимулирование нормальной поведенческой реакции самок, направленной на поиск прокормителя и одноразовое кровососание. Следствием дефицита экдизона является множественное повторное кровососание (Beach, 1979). Необходимо отметить, что передозировка экдизона также блокирует механизмы поиска прокормителя у комаров (Klowden, 1980), поэтому гиперфункция яичников хозяина для паразитов нежелательна. Интересно, что аналогичный процесс (стимуляция множественного кровососания) отмечен у самок комаров при заражении вирусом Ла Кросса, и это существенно увеличивает вероятность передачи вируса при кровососании максимально возможному кругу хозяев (Grimstad et al., 1980). Данный феномен, видимо, играет незначительную роль для паразитов, завершающих свое развитие в комарах, но крайне важен в системах, где гематофаги служат промежуточными хозяевами или переносчиками.

Очень интересен вопрос о воздействии паразитов на гормональный статус хозяев, конечным результатом которого в некоторых случаях служит изменение определенных этапов комплекса репродуктивных реакций. Рядом исследований установлены различия в чувствительности к заражению у самцов и самок хозяев. Самцы, как правило, оказываются более чувствительными (McGee, 1980; Buscher, Tanguis, 1986; Claverla, Etges, 1987; Nakanishi, 1987; Nakanishi et al., 1988). Противоположные примеры значительно менее многочисленны: от приоритета самок (Presidente et al., 1982) до отсутствия достоверных различий (Bickle et al., 1980) и, возможно, связаны с конкретными

локальными условиями либо с особенностями постановки эксперимента. Доказательством этого может служить сравнение результатов экспериментальных исследований, проведенных на одних и тех же видах паразита и хозяина, но по несколько различающимся методикам. В частности, заражение мышей различных линий трематодами *Schistosoma mansoni* в одних случаях не выявило зависимости от пола хозяина, при этом, однако, даже в этой работе воспроизводимость результатов оказалась невысокой (Bickle et al., 1980), в других — резистентность самок оказалась достоверно выше (Rombert, Ordens, 1977–1978). Отмечено, что на фоне общего снижения продолжительности жизни инвазированных особей самцы живут дольше самок (Armstrong, Bass, 1989). Возможно, эти два факта служат причинами перестройки полового состава популяций некоторых видов хозяев, формирующихся в результате спаривания зараженных особей. Например, при спаривании мух цеце, зараженных вирусом, вызывающим гиперплазию слюнных желез, в потомстве отмечались преимущественно самцы (Jaenson, 1986).

Механизм чувствительности определенным образом связан с гормональным фоном. Так, инвазии сопровождаются снижением уровня тестостерона и повышением гонадотропина, что подтверждено экспериментально (Hublart et al., 1980; Figallova, Procoric, 1988 и др.), при этом формируются, по сути, «гормональные самки». Интересно, что в случаях потенциальной возможности передифференцировки пола он в ходе развития инвазии меняется в сторону преобладания самок. В частности, у изопод *Armadillidium vulgare* микроорганизмы *Wolbachia* и небактериальные паразитические факторы переводят генетических самцов в статус функциональных неосамок. Такая феминизация позволяет генам паразитов переходить в следующую генерацию с яйцами, продуцируемыми феминизированным хозяином. Более того, иногда паразитический фактор может быть единственным детерминантом пола самок *Armadillidium vulgare* в популяции (Juchault et al., 1993). Аналогичный процесс феминизации самцов отмечен и при заражении *Marfellia* sp. амфипод *Orchestia gammarellus* (Ginsburger-Vogel, Desportes, 1979).

Совершенно очевидно, что процессы изменения гормонального фона, помимо снижения уровня чувствительности, обеспечивающего приживаемость в хозяине, весьма выгодны паразитическим организмам: снижение уровня тестостерона, как известно, приводит к ожирению, повышение содержания гонадотропина — к развитию гонад. Последнее, в сочетании с паразитарной кастрацией, обуславливает последующее перераспределение ресурсов, о чем уже говорилось выше, но не препятствует проявлению поведенческих репродуктивных реакций, обеспечивая контакт инвазированных и стерильных особей. Кроме того, избыток гонадотропина, видимо, может использоваться паразитами, в частности, некоторыми трематодами (*Bunodera luciopercae*) для стимуляции

собственного гаметогенеза (Форбс и др., 1989). Однако это следствие, скорее всего, эволюционно вторично и связано с дегенеративными процессами у паразитических организмов.

Необходимо отметить, что в настоящее время существуют серьезные расхождения в оценке влияния гормонов на паразито-хозяйинные отношения. По результатам некоторых наблюдений, сами по себе половые гормоны хозяина играют, видимо, незначительную роль в антипаразитарных реакциях. Так, у мышей, с удаленными половыми железами и зараженных токсоплазмозом, инъекции гексоэстрола не приводили к увеличению устойчивости. Значительно более важную роль играл клеточный иммунитет по сравнению с механизмами, обусловленными действием специфических антител (Kittas, Henry, 1980). Вместе с тем ряд экспериментальных данных свидетельствует, что избыточная концентрация женских половых гормонов способствует снижению интенсивности инвазии, в частности трематодами *Schistosoma mansoni* (Barrabes et al., 1979), и это также может служить одной из причин изменения гормонального фона хозяина. В данном случае крайне интересно сравнение антигельминтной эффективности различных гормонов. Установлено, что эстрадиол существенно снижает интенсивность инвазии, тогда как прогестерон практически не влияет на этот процесс (Barrabes et al., 1979). Поскольку прогестерон — специфический гормон, обеспечивающий нормальное протекание беременности и препятствующий отторжению плода, возникают определенные аналогии между взаимодействием материнского организма и развивающимся плодом, и паразито-хозяйинными отношениями. Интересно также, что, как свидетельствует анализ медицинской статистики, появившийся в последнее время, женские половые гормоны способствуют отторжению имплантированных тканей и органов, что может проявляться и в паразито-хозяйинных отношениях, во всяком случае в отношении некоторых видов или групп паразитических организмов. Антигельминтное действие гормонов указывает, таким образом, еще на одну из возможных причин изменения полового состава популяции хозяина. Наконец, отмечено, что тестостерон увеличивает в ряде случаев интенсивность паразитемии и, что очень важно и интересно, стимулирует яйцепродукцию у представителей некоторых групп паразитических орга-

низмов (цестоды) (Chomicz, 1980). Это также может служить одной из немаловажных причин дифференцированного заражения. Не исключена, однако, возможность купирования действия гормонов продуктами метаболизма паразита, что и обуславливает приоритетное действие клеточного иммунитета над гуморальным, отмеченное в уже упомянутых исследованиях.

Важную позитивную роль для жизнедеятельности паразита играет внешнее проявление гормональной феминизации, появление у самцов реакций, аналогичных поведению самок. Так, саккулины при паразитировании на плеоподах самцов крабов стимулируют у них движения, аналогичные движениям самок в период вынашивания яиц, в том числе обуславливающие вентиляцию потомства и соответственно прикрепленного в непосредственной близости паразита (Rubiliani, 1983). Инвазия мермитидами приводит к детерминации генетических самцов мошек в фенотипических самок. В результате такие особи проявляют ряд поведенческих реакций, свойственных самкам: выбор субстратов, приемлемых для оплодотворения, симуляция процесса оплодотворения, преимущественные полеты над ручьями, пригодными для яйцекладки (Molloy, 1981). В последнем случае наблюдался выход нематод из самцов мошек *Prosimulium hirtipes* (Грунин, 1949), что полностью объясняет смысл паразитарной стратегии. При этом наблюдалась паразитарная кастрация самок, не изменявшая поведенческие реакции, связанные с яйцекладкой, как и у представителей некоторых других видов (Яценковский, 1924; Goodey, 1930; Stammer, 1934; цит. по: Грунин, 1949). Данный пример интересен прежде всего тем, что меняется поведение особей только одного пола и, кроме того, тем, что стимулируемая модификация не выходила за границы видовой поведенческой нормы.

Таким образом, проведенный анализ показал, что индуцируемые при паразитарных инвазиях поведенческие реакции, связанные с репродуктивными процессами хозяина, в большинстве случаев не представляют собой чего-то, качественно отличающегося от присущего последнему поведенческого диапазона. Целью модификаций служит не только оптимизация условий циркуляции инвазионного материала и условий обитания паразита в хозяине, но и отчасти противодействие депрессии популяции хозяев.

ЛИТЕРАТУРА

Березкина Г. В. Сезонные изменения в репродуктивной системе лимнеид // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 978–983.

Грунин К. Я. Ошибка инстинкта при паразитарной кастрации у *Prosimulium hirtipes* Fries (Diptera, Simuliidae) // ДАН СССР. 1949. Т. 66, № 2. С. 305–307.

Кауфман Б. З. Индукция гостального поведения в паразитарных системах. Петрозаводск, 1999. 119 с.

Форбс К., Энсор Д. М., Чэбб Дж. Попытка создания гипотезы сезонного созревания гельминтов в окончательном хозяине рыбе // Паразитология. 1989. Т. 23, № 4. С. 288–295.

Armstrong E., Bass L. K. Nosema kingi: effects of fecundity, fertility and longevity of *Drosophila melanogaster* // J. Exp. Zool. 1989. Vol. 250, № 1. P. 82–86.

Barrabes A., Hai Duong T., Combescot C. Effet de l'administration d'implants de testosterone ou de prog-

- esterone sur l'intensité de la parasitose expérimentale a *Schistosoma mansoni* du Hamster dore femelle // C. r. Soc. Biol. 1979. Vol. 173, № 1. P. 153–156.
- Beach R. Mosquitoes: biting behavior inhibited by ecdysone // Science. 1979. Vol. 205, № 4408. P. 829–831.
- Bickle Q., Long E., James E., Doenhoff M. *Shistosoma mansoni*: influence of the mouse host's sex, age and strain on resistance to reinfection // Exp. Parasitol. 1980. Vol. 50, № 2. P. 222–232.
- Buscher G., Tangus J. Quantitative studies on *Theileria parva* in the salivary glands of *Rhipicephalus appendiculatus* adults: search for conditions for high infections // Int. J. Parasitol. 1986. Vol. 16, № 2. P. 121–129.
- Chomicz L. Wpływ płci zwierząt żywicielskich na przebieg inwazji pasożytniczych // Wiad. parazytol. 1980. Vol. 26, № 1. P. 13–21.
- Claverla F. G., Etges F. J. Differential susceptibility of male and female *Oncomelania hupensis quadrasi* infected with *Schistosoma japonicum* // Int. J. Parasitol. 1987. Vol. 17, № 7. P. 1273–1277.
- Doucet M.-M., Laumond C., Bain O. *Empidomermis riouxi* n. sp. (Nematoda, *Mermithidae*) parasite d'*Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Haliday, 1833) (Diptera, *Culicidae*) // Ann. parasitol. hum. et comp. 1979. Vol. 54, № 3. P. 341–351.
- Figallova V., Procopic J. The effects of host sex and sex hormones on *Trichinella spiralis* Owen, 1835 and *T. pseudospiralis* Garkavi, 1972 in the mouse // Folia parasitol. 1988. Vol. 35, № 1. P. 59–66.
- Ginsburger-Vogel Th., Desportes I. Structure and biology of *Marteilia* sp. in the amphipod, *Orchestia gammarellus* // Mar. Fish. Rev. 1979. Vol. 41, № 1–2. P. 3–7.
- Grimstad P. R., Ross Q. E., Craig G. B. *Aedes triseriatus* (Diptera: *Culicidae*) and La Crosse virus. 2. Modification of mosquito feeding behavior by virus infection // J. Med. Entomol. 1980. Vol. 17, № 1. P. 1–7.
- Hublart M., Tetaert D., Croix D. et al. Gonadotropic dysfunction produced by *Trypanosoma brucei brucei* in the rat // Acta trop. 1980. Vol. 47, № 3. P. 177–184.
- Jaenson T. G. T. Sex ratio distortion and reduced lifespan of *Glossina pallidipes* infected with the virus causing salivary gland hyperplasia // Entomol. exp. et appl. 1986. Vol. 41, № 3. P. 265–271.
- Juchault P., Ragaud T., Mocquard J. P. Evolution of sex determination and sex ratio variability in wild populations of *Armadillidium vulgare* (Latr.) (Crustacea, *Isopoda*): a case study in conflict resolution // Acta oecol. Vol. 14, № 4. P. 547–562.
- Kittas C., Henry L. Effect of sex hormones on the response of mice to infection with *Toxoplasma gondii* // Brit. J. Exp. Pathol. 1980. Vol. 61, № 6. P. 590–600.
- Klowden M. J. Large doses of ecdysone may inhibit mosquito behavior nonspecifically // Science. 1980. Vol. 208, № 4447. P. 1062–1063.
- Laird M. Malayan protozoa. 1. *Plistophora collessi* n. sp. (Sporozoa: *Microsporidia*) a ovarian parasite of *Singapore mosquitoes* // J. Protozool. 1959. Vol. 6, № 1. P. 37–45.
- McGee S. G. Helminth parasites of squirrels (*Sciuridae*) in Saskatchewan // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58, № 11. P. 2040–2050.
- Meier M., Meier-Brook C. *Shistosoma mansoni*: effect of growth, fertility, and development of distal male organs in *Biomphalaria glabrata* exposed to miracidia at different ages // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 66, № 2. P. 1–131.
- Molloy D. P. Mermithid parasitism of black flies (Diptera: *Simuliidae*) // J. Nematol. 1981. Vol. 13, № 3. P. 250–256.
- Nakanishi H. Differences in the susceptibility to *Brugia pahangi* infection between male and female BALB/c mice: Differences of effector cell responses between sex // Trop. Med. 1987. Vol. 29, № 3. P. 153–163.
- Nakanishi H., Horii Y., Mori A. et al. Effects of parasitism by the nematode, *Heterotylenchus autumnalis* on mating and oviposition in the host, *Musca autumnalis* // J. Parasitol. 1988. Vol. 59, № 6. P. 963–969.
- Nassi H. Coincidence entre le blocage précoce de ponte de *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: *Pulmonata*) et la localisation cérébrale des jeunes redies merles de *Riberoia marini quadeloupensis* (Trematoda: *Cathaemasiidae*) // C. r. Acad. sci. 1979. D 289, № 2. P. 165–168.
- Novak M., Myal Y., Evans W. S. Testosterone propionate and the growth of *Hymenolepis microstoma* in intact and orchietomized mice // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 66, № 1. P. 113–115.
- Presidente P. J. A., Barnett J. L., How R. A., Humphreys W. F. Effects of habitat, host sex and age on the parasites of *Trichosurus caninus* (*Marsupialia: Phalangeridae*) in North-Eastern New South Wales // Austral. J. Zool. 1982. Vol. 30, № 1. P. 33–47.
- Rombert P. C., Ordens M. L. Influencia do sexo do hospedeiro na susceptibilidade a infecção por *Schistosoma mansoni* // An. Inst. hig. e med. trop. 1977–1978. Vol. 5, № 1–4. P. 363–366.
- Rubiliani C. Action of a genital activity of host male crabs: characterization of a parasitic secretion inhibiting spermatogenesis // Int. J. Invertebr. Reprod. 1983. Vol. 6, № 3. P. 137–147.
- Wilson R. A., Denison J. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica* // Z. Parasitenk. 1980. Vol. 61, № 2. P. 109–119.

SOME ASPECTS OF HOST REPRODUCTIVE BEHAVIOUR MODIFICATION CAUSED BY PARASITIC INVASIONS

B. Z. Kaufman

Key words: «host-parasite» interactions, reproductive behaviour, host behaviour modification.

SUMMARY

The analysis carried out has shown that host reproductive behaviour modifications caused by parasitic invasions in most cases do not represent something qualitatively distinguished from the host behavioral range. The purpose of modifications is not only to optimize the conditions of invasion material circulation, but also partly to prevent the host population depression.

НЕКОТОРЫЕ БИОРИТМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ КАК АДАПТАЦИЯ К УСЛОВИЯМ СЕВЕРА (НА ПРИМЕРЕ *Aedes communis*)

С. Г. КАРПОВА, Б. З. КАУФМАН

Изучена суточная динамика вылета из куколок *Aedes communis* DeG. при естественном фотопериоде (С:Т = 17:7 ч) и в аперриодических световых условиях (постоянный свет, постоянная темнота). Установлено, что момент отрождения имаго определяется внутренними и внешними причинами. Посредством врожденных периодических изменений в самом организме выход из куколки подавляется в течение короткого периода времени в начале светового дня. В остальное время суток динамика вылета определяется прямым влиянием внешних факторов. Данная особенность способствует высокой пластичности ритма выхода из куколок и служит одной из адаптаций кровососущих комаров к своеобразным условиям Севера.

Смена дня и ночи — один из основных факторов, регулирующих ряд биоритмических процессов. Характерной особенностью северных районов служат условия удлинённого светового дня в летний период, когда четкие свето-темновые переходы в течение суток отсутствуют. Регуляция биоритмов, как известно, складывается из двух составляющих — эндо- и экзогенной. У большинства животных суточные ритмы эндогенны в своей основе, так как обусловлены врожденными ритмическими процессами в самом организме. При этом внешние факторы — особенно свет и температура — могут подавлять или стимулировать активность и тем самым модифицировать ее суточную динамику (Ашофф, 1964; Чернышев, 1984).

Роль эндо- и экзогенных факторов в определении суточной ритмики неодинакова у разных видов насекомых. У одних групп ритм очень жестко, наследственно закреплён и относительно независим от случайных изменений внешних условий. Другие насекомые, напротив, резко реагируют даже на незначительные флуктуации экзогенных факторов в течение суток, в результате наблюдаемая периодичность поведения часто просто отражает циклические изменения в окружающей среде. Представляется интересным проследить, какая из двух стратегий распределения активности во времени характерна для насекомых, развитие которых протекает в условиях удлинённого светового дня. Показательным в этом плане может быть изучение биоритмов групп исходно северного происхождения, к которым, например, относятся кровососущие комары рода *Aedes* (*Ochlerotatus*) (Гуцевич и др., 1970).

Биоритмические особенности данной группы исследовались неоднократно, наиболее полно изучена суточная активность имаго в природе (Мончадский, 1950; Бобровских, Лутта, 1976; Кухарчук, 1981 и

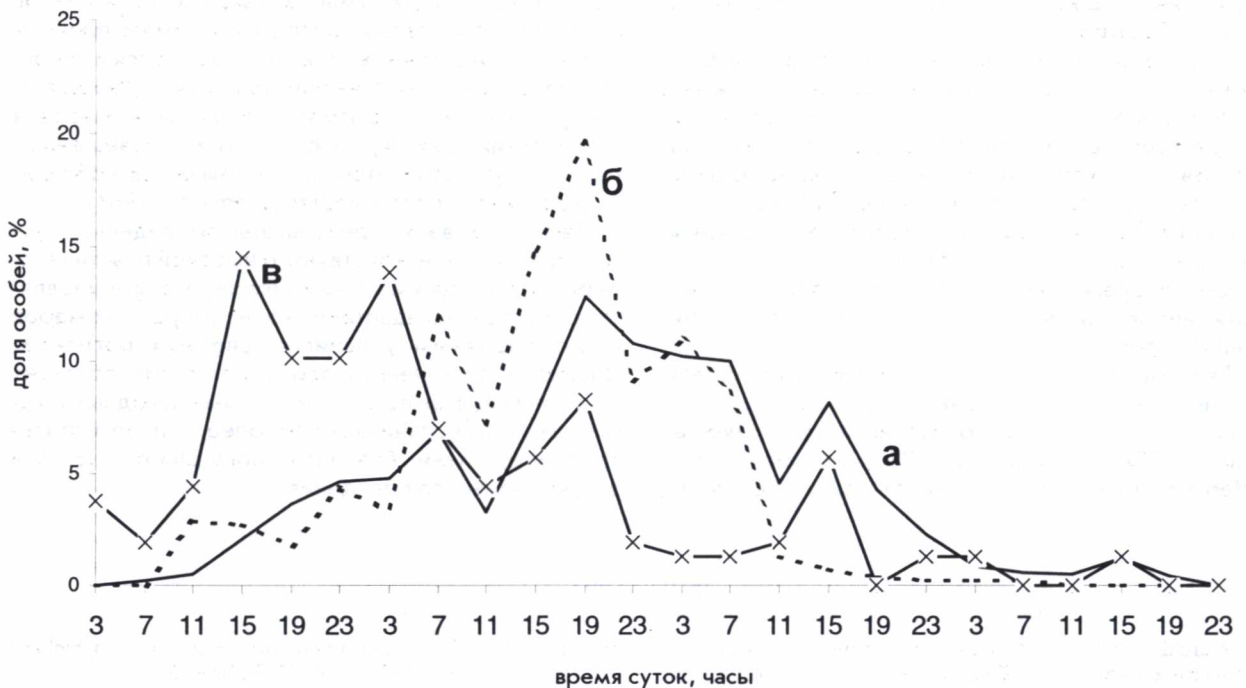
др.). В то же время ряд вопросов освещен недостаточно полно, несмотря на то что они могут дать важный материал для понимания путей адаптации насекомых к условиям Севера. В частности, не рассматривались особенности влияния аперриодических световых условий на суточную активность представителей рода *Aedes*. Подобные экспериментальные исследования служат, как известно, для выявления соотношения экзо- и эндогенных компонентов в ритме (Ашофф, 1964; Питтендрих, 1984 и др.).

Целью предлагаемой работы было изучение вклада экзо- и эндогенной составляющей в суточный ритм вылета *Aedes communis* — одного из массовых видов кровососущих комаров. В задачи исследования входило выявление влияния аперриодических световых условий (постоянная темнота и постоянная освещенность) на суточный ритм выхода имаго.

Материалы и методика

Объектами исследований послужили личинки *Aedes communis* 4-й стадии развития. Отлов производился из торфяных временных водоемов в окрестностях г. Петрозаводск (Южная Карелия).

Собранных личинок в каждой серии экспериментов разделяли на 2 группы. Контрольная группа содержалась при естественном освещении (фотопериод С:Т = 17:7 ч), личинки опытной группы — в аперриодических условиях (постоянная темнота или постоянный свет (1000 лк)). При проведении экспериментов с использованием аперриодических условий применялись светонепроницаемые термостатированные камеры, во время учетов в темноте включали слабый красный свет. Особи развивались при константной температуре (18 °С) и низкой плотности (0,25 экз./см²). Учеты проводили



Суточный ритм вылета имаго *Aedes communis* в различных световых условиях
Adult eclosion daily rhythm of *Aedes communis* under the different light conditions

а — естественный фотопериод, б — постоянная темнота, в — постоянная освещенность

визуально, через 4 часа, до окончания вылета. Опыты проходили в двух повторностях, результаты суммировались. В каждом варианте эксперимента использовали не менее 300 особей.

Результаты и обсуждение

Вылет имаго во всех исследованных световых режимах протекал круглосуточно, в течение 3–4 суток. Пики массового выхода из куколок в разных вариантах опыта приходились на различное время, их положение варьировало день ото дня. При этом в естественных световых условиях количество вылетающих имаго регулярно уменьшалось в период с 7 до 11 ч (рис., а). Такая же тенденция была отмечена при постоянной темноте (рис., б) и при постоянной освещенности (рис., в). Проявление суточного ритма в постоянных условиях, при отсутствии внешних датчиков времени, свидетельствует о его эндогенности (Чернышев, 1984). Таким образом, результаты экспериментов указывают на то, что периодическое подавление вылета *Ae. communis* в начале дня вызвано внутренними причинами.

Известно, что суточная периодичность вылета у ряда насекомых определяется ритмом выделения специфического гормона вылупления. Выброс гормона возможен лишь в период действия эндогенно обусловленного «разрешающего» периода, во время «запрещающей» фазы он подавляется (Truman et al., 1981). Результаты наших исследований подтверждают существование такой же ритмической организации вылета и у *Ae. communis*. Осо-

бенность изучаемой группы заключается в том, что период времени, когда вылет «запрещается» под влиянием эндогенных сигналов, очень непродолжительный. Это означает, что в течение оставшейся большей части суток динамика вылета определяется только влиянием внешних условий.

Полученные экспериментальные данные согласуются с результатами полевых исследований. Динамика вылета *Ae. communis* в природных условиях Северной Финляндии и Швеции легко модифицируется под влиянием колебаний освещенности и температуры в течение дня. При этом в околополуденное время интенсивность выхода из куколок регулярно снижается, независимо от изменений внешних факторов (Broomer-Korvenkontio et al., 1971; Christine, 1973).

Интересно, что подавление вылета имаго в начале дня, отмеченное в природе и в лабораторных условиях, определенным образом соотносится с ритмом лёта и нападения имаго *Ae. communis*. Активность комаров в таежной зоне, в частности в Сибири, при оптимальных температурах круглосуточная, но в дневные часы она снижается, что связано с увеличением температуры и освещенности, а также с уменьшением влажности (Кухарчук, 1981). Таким образом, можно предположить, что вылет «запрещается» перед наступлением условий, неблагоприятных для лёта имаго.

Результаты проведенных экспериментов и анализ литературных данных свидетельствуют о том, что момент выхода имаго *Ae. communis* из куколки в значительной степени зависит от условий внешней среды. Вследствие этого суточная

периодичность вылета из куколок часто оказывается слабовыраженной.

Очевидно, четкий, жестко закрепленный ритм имеет смысл только в случае более или менее строгой цикличности в окружающей среде, например, в тропических районах. Это дает насекомым возможность «предвидеть» наступающие изменения всего комплекса условий и оптимально использовать их (Чернышев, 1984). Напротив, в северных регионах, где суточные изменения погоды часто непредсказуемы, более целесообразной может быть непосредственная реакция на флуктуации внешних факторов.

Тенденция к увеличению степени пластичности суточных ритмов в более высоких широтах прослеживается у многих открытоживущих насекомых (Muller, 1973; Чернышев, 1984; Lankinen, 1986; Pittendrigh et al., 1991). Отмечена она, в частности,

и для кровососущих комаров. Так, у северных видов *Culicidae* ритмы лёта и кровососания имаго преимущественно экзогенные, т. е. определяются в основном влиянием абиотических факторов (Кухарчук, 1981). Напротив, в ритмах активности комаров в тропических районах, где суточный ход освещения и температуры относительно постоянен, преобладает эндогенная составляющая (Clements, 1963).

Таким образом, результаты проведенных исследований свидетельствуют о высокой пластичности ритма выхода имаго из куколок, что представляет собой одну из адаптаций кровососущих комаров к своеобразным условиям северных регионов. Очевидно, отмеченная особенность способствует синхронизации вылета с локальными погодными условиями и обеспечивает наиболее полное использование времени, благоприятного для пищевого и репродуктивного поведения.

ЛИТЕРАТУРА

- Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов // Биологические часы. М., 1964. 693 с.
- Брововских Т. К., Лутта А. С. К биологии и экологии кровососущих комаров Южной Карелии // Паразитологические исследования в КАССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1976. С. 41–48.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары (сем. *Culicidae*) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Л., 1970. С. 1–384.
- Кухарчук Л. П. Экология кровососущих комаров (*Diptera, Culicidae*) Сибири. Новосибирск, 1981. 229 с.
- Мончадский А. С. Нападение комаров на человека в природных условиях Субарктики и факторы, его регулирующие // Паразитологический сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1950. Вып. 12. С. 123–166.
- Питтендрих К. Циркадианные системы: общая перспектива // Биологические ритмы. Т. 1. М., 1984. 408 с.
- Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых. М., 1984. 216 с.
- Broomer-Korvenkontio M., Koronen P., Hameen-Anttila R. Ecology and phenology of mosquitoes (*Diptera, Culicidae*) inhabiting small pools in Finland // *Acta Ent. Fenn.* 1971. Vol. 28. P. 51–73.
- Christine D. Emergence and its diel periodicity in *Aedes (O.) communis* (DeG.), *punctator* (Kirby) and *hexodontus* Dyar in Swedish Lapland // *Aquilo Ser. Zool.* 1973. Vol. 14. P. 34–45.
- Clements A. N. The physiology of mosquitoes. Oxford, London, N. Y., Paris, 1963. 393 p.
- Lankinen P. Geographical variation in circadian eclosion rhythm and photoperiodic adult diapause in *Drosophila littoralis* // *J. Comp. Physiol. A.* 1986. Vol. 159. P. 123–142.
- Muller K. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer // *Aquilo Ser. Zool.* 1973. Vol. 14. P. 1–18.
- Truman J. W. et al. Eclosion hormone may control all ecdyses in insects // *Nature.* 1981. Vol. 291, No 7. P. 70–71.
- Pittendrigh C., Kyner W. T., Takamura T. The amplitude of circadian oscillations: temperature dependence, latitudinal clines, and photoperiodic time measurement // *J. Biol. Rhythms.* 1991. Vol. 6, No 4. P. 299–313.

THE STUDY OF SOME BIORHYTHMIC FEATURES OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES, ON THE EXAMPLE OF *Aedes communis*

S. G. Karpova, B. Z. Kaufman

Key words: blood-sucking mosquitoes, *Aedes communis*, adult eclosion, daily rhythm.

SUMMARY

Daily dynamics of adult emergence in *Aedes communis* was studied under natural photoperiod and under acyclic light conditions (constant darkness, constant light). It was established that the timing of adult eclosion in *Ae. communis* is affected by internal and external factors. The periodical short-term inhibition of emergence in the beginning of the day, which was observed in both photoperiodical and acyclic conditions is apparent under the endogeneous control. However, during the most part of the 24-h cycle the pattern of emergence is affected by the direct influence of external factors. This feature seems to provide the high plasticity of the adult eclosion rhythm and may be considered as a one of the adaptations of blood-sucking mosquitoes to unpredictable weather conditions in northern regions.

МОДИФИКАЦИЯ СУТОЧНОГО РИТМА ВЫЛЕТА ИЗ КУКОЛОК *Aedes dianteus* (DIPTERA, CULICIDAE) ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ РАЗВИТИЯ

С. Г. КАРПОВА

Изучен суточный ритм выхода из куколок кровососущих комаров *Aedes dianteus* в различных вариантах температурных условий на фоне фотопериода С:Т = 16:8, а также при постоянной темноте. Установлено, что суточная динамика вылета зависит как от абсолютных значений температуры в течение вылета, так и от изменений этого фактора на последней личиночной стадии. При 17 °С выход имаго протекает круглосуточно, с регулярным снижением интенсивности в начале светового дня. В условиях низкой температуры (10 °С) вылет подавляется в ночные часы и усиливается в дневное время. Такой же эффект отмечается, если особи испытывали охлаждение (с 21 до 17 °С или с 17 до 10 °С) в конце 4-й стадии или в начале стадии куколки. Предполагается, что резкие понижения температуры в ходе развития личинок и куколок вызывают адаптивные перестройки суточного ритма вылета имаго. Повышение температуры оказывает заметное влияние только при непосредственном воздействии в момент вылета, при этом отрождение имаго становится аритмичным. Возможность модификации суточной динамики вылета рассматривается как адаптация кровососущих комаров к специфическому термическому режиму эфемерных пересыхающих водоемов в условиях Севера.

На Севере многие животные в ходе развития испытывают резкие суточные колебания температуры. Один из способов адаптации к этим условиям, характерный для пойкилотермных организмов, в частности насекомых, – эффективное распределение активности во времени. Хорошо известно, что суточные ритмы многих насекомых модифицируются прямым влиянием температурного фактора, при этом максимумы активности приходятся на периоды времени с наиболее благоприятными условиями (Чернышев, 1984). Однако на сегодняшний день остается неисследованным вопрос: может ли изменение температуры на определенных стадиях онтогенеза вызывать адаптивные модификации суточного ритма, проявляемого особями на более поздних этапах развития?

Целью предлагаемой работы было изучение влияния температурных условий развития на суточный ритм вылета из куколок *Aedes dianteus* – одного из наиболее массовых видов кровососущих комаров в Карелии.

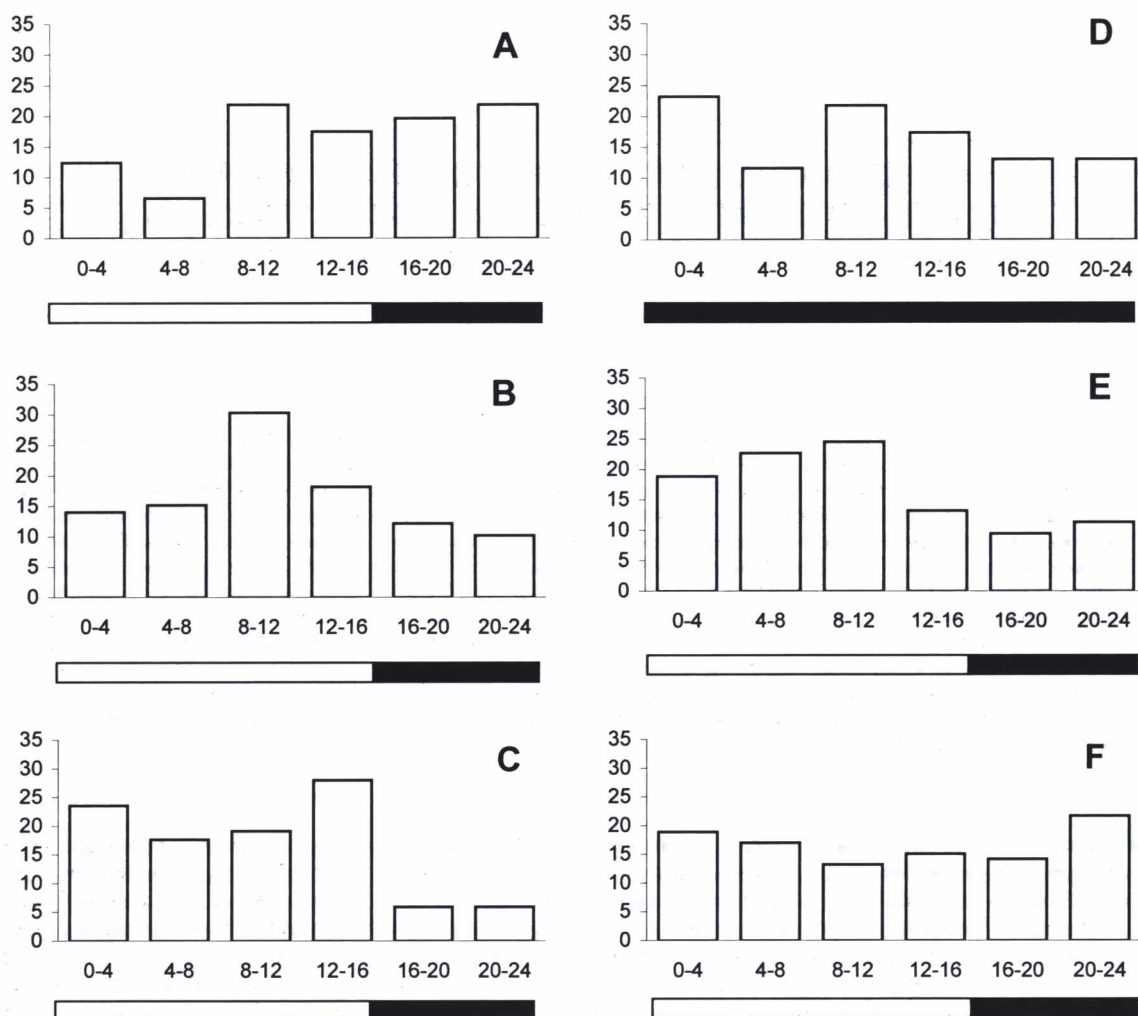
Материалы и методика

Объектами исследований послужили особи *Aedes dianteus* N. D. K. Личинок в начале 4-й стадии развития отлавливали во временных водоемах в окрестностях г. Петрозаводск (Южная Карелия) в июне 2000 г. Собранных особей разделяли на 6 групп, которые содержались в различных световых и температурных условиях. Эксперименты проводили в термостатированных камерах. В двух вариантах опыта личинки и куколки развивались при постоянной температуре 17 °С, соответствующей температуре

среды в момент отлова особей в природе. При этом одна из групп (контроль) содержалась при фотопериоде С:Т = 16:8 (включение света в 6.00), другая – при постоянной темноте. Личинок переносили в условия постоянной темноты (термостатированные светонепроницаемые камеры) в начале темного периода суток, после 3-дневной экспозиции при С:Т = 16:8. В остальных четырех опытных группах особи развивались при том же фотопериоде, что и в контроле, но на 4-й личиночной стадии или на стадии куколки подвергались воздействию низкой или высокой температуры. В двух вариантах опыта после 2-дневной экспозиции при 17 °С личинок помещали в камеры с температурой 21 и 9 °С, окуклившихся особей регулярно, через каждые 4 часа, отсаживали и переносили в контрольные условия (17 °С) до окончания эксперимента. В двух других группах личинки, наоборот, находились в контрольных условиях, а развитие куколок и вылет имаго проходили при 21 и 9 °С.

Во всех вариантах опыта личинок содержали при одинаковом режиме кормления и низкой плотности (0,25 экз./см²). Освещенность создавалась люминесцентными лампами (500 лк). Ритм вылета регистрировали визуально, через 4 часа, до окончания вылета имаго (в течение 4–5 суток); учеты в темноте проводили при слабом красном свете. В каждом варианте использовали не менее 100 личинок, опыт проходил в двух повторностях.

Количество имаго, вылетевших за каждый 4-часовой интервал в данном варианте опыта, суммировали, вычисляли долю отродившихся особей (в процентах от общего количества), подсчитывали среднюю долю между повторностями.



Ритм вылета имаго *Aedes dianteus* в различных вариантах температурных условий
Adult eclosion daily rhythm of *Aedes dianteus* in the different light and temperature conditions

А – развитие при 17 °С, фотопериод С:Т = 16:8; В – охлаждение на 4-й личиночной стадии (10 °С), вылет имаго при 17 °С; С – охлаждение с начала стадии куколки (10 °С); D – развитие при 17 °С, постоянная темнота D – увеличение температуры на 4-й личиночной стадии (21 °С), вылет имаго при 17 °С; Е – увеличение температуры с начала стадии куколки (21 °С); по оси абсцисс: временной интервал, часы от начала фотофазы, по оси ординат: доля особей (%), вылетевших за 4-часовой интервал, от общего количества (результаты суммировались за 5 суток) освещение и темнота светового цикла обозначены светлыми и темными участками шкалы

Результаты

Значительных различий в динамике вылета у самцов и самок во всех вариантах опыта не было выявлено, поэтому данные представлены суммарно для особей обоих полов.

Вылет имаго *Ae. dianteus* в контроле протекал круглосуточно, при этом активность регулярно снижалась в начале светлого времени суток (с 4 до 8 часов фотофазы) (рис., А). Такой же характер ритма наблюдался и у особей, помещенных в начале периода окукливания в постоянную темноту (рис., D).

В тех вариантах опыта, где температуру снижали или увеличивали на стадии куколки и в дальнейшем уже не изменяли, вылет протекал иначе. Так,

в условиях повышенной температуры (21 °С) насекомые выходили из куколок аритмично (рис., F). При 10 °С ночная активность значительно снижалась, а дневная увеличивалась по сравнению с контролем (рис., С). В других опытных группах, где личинок охлаждали или нагревали, а куколок возвращали в исходные условия, динамика вылета, опять же, претерпевала изменения, несмотря на то, что имаго отрождались при контрольной температуре. У этих особей интенсивность вылета уменьшалась в ночные часы и увеличивалась в дневные (рис., В, Е). Обращает на себя внимание тот факт, что в ходе экспериментов снижение ночной активности отмечалось в трех случаях: 1) при прямом влиянии низкой температуры в течение вылета; 2) при кратковременном охлаждении на

последней личиночной стадии; 3) при кратковременном повышении температуры на этой же стадии (ср. рис. В, С, Е).

Во всех вариантах опыта, где особи испытывали резкие изменения температуры в ходе развития, минимум в первой половине фотофазы, выраженный при 17 °С, не наблюдался.

Обсуждение

Выход из куколки является исключительно важным этапом в онтогенезе насекомого. Имаго сразу после отрождения малоподвижно, обладает мягкими водопроницаемыми покровами и в этот момент особенно уязвимо (Clements, 1963). Неслучайно для большинства насекомых характерен четкий суточный ритм вылета, при этом максимальное количество имаго появляется в определенный временной интервал, когда условия температуры и влажности наиболее оптимальны, а пресс хищников – минимальный (Брейди, 1984; Чернышев, 1984; Riihimaa, 1996). Для многих видов было показано, что момент выхода из куколок определяется функционированием «биологических часов» – самопроизвольных ритмических процессов в организме особи. Абиотические факторы – особенно свет и температура – с одной стороны, служат датчиками времени для этого эндогенного ритма, в результате чего ход внутренних «часов» сверяется с циклическими изменениями в окружающей среде. С другой стороны, внешние условия могут значительно искажать проявление внутреннего ритма, резко изменяя уровень активности особей в то или иное время суток (Beck, 1980; Saunders, 1982; Чернышев, 1984 и др.).

Для того чтобы выяснить, чем определяется наблюдаемая периодичность – «биологическими часами» или исключительно внешними воздействиями, необходимо провести эксперименты в аперiodических условиях (постоянная темнота или постоянный свет при константной температуре). Сохранение ритма с периодом около 24 часов в отсутствие внешних датчиков времени служит доказательством его эндогенности (Ашофф, 1964; Чернышев, 1984).

Результаты наших экспериментов показывают, что регулярное подавление вылета *Ae. dianfeus* в начале светового дня определяется эндогенными сигналами, поскольку наблюдается и при фотопериоде, и в постоянной темноте. Интересно отметить, что аналогичные результаты были получены нами ранее для другого вида рода *Aedes* – *Ae. communis* (см. ст. Карповой, Кауфмана в наст. издании). Снижение интенсивности вылета в середине дня отмечено также для некоторых симпатрических обитающих видов *Aedes* в природных условиях Финляндии (Brooker-Korvenkontio et al., 1971).

Однако описанный характер ритма в наших экспериментах наблюдался только при 17 °С. Утренний минимум вылета не был выражен в тех опытах, где особи в период отрождения находились в условиях более высокой или низкой температуры. При

21 °С имаго вылетали независимо от времени суток (рис., F), при 10 °С вылет подавлялся в ночные часы и усиливался в дневные (рис., С).

Полученные нами результаты согласуются с данными, известными для других видов. У многих насекомых в условиях низкой температуры суточные ритмы поведения изменяются: максимумы активности смещаются на дневное время. Предполагается, что благодаря этому особи в период похолоданий могут оставаться активными, максимально используя дневные, наиболее теплые часы (Truman, 1973; Loher, Wiedenmann, 1981; Ikeda, Tomioka, 1993 и др.).

Механизм подобных модификаций ритма до сих пор остается неизвестным. Согласно одной из гипотез, выдвинутых для объяснения этого явления, низкая температура изменяет чувствительность особей к световому фактору так, что свет резко стимулирует активность, а темнота, наоборот, подавляет. В таких условиях наблюдаемый ритм поведения просто отражает смену дня и ночи в течение суток. Внутренний, эндогенный ритм при этом «заглушается» и не проявляется внешне (Tomioka et al., 1991; Ikeda, Tomioka, 1993; Riihama, 1996; Lankinen, Riihama, 1997). Полученные нами данные служат косвенным подтверждением этого предположения. Действительно, снижение вылета в начале дня, вызванное, как было доказано выше, эндогенными сигналами, не наблюдается при 10 °С. Видимо, подавление выхода из куколок в этот интервал времени имеет смысл только в теплую погоду, когда в середине дня влажность воздуха низкая, температура достигает максимальных значений, и опасность значительной потери воды для только что отродившихся имаго особенно высока. В периоды похолоданий такое «запрещение» выхода из куколок в дневные часы накладывало бы излишние ограничения, поскольку не позволяло бы эффективно использовать для активности теплое время суток.

По аналогии с влиянием низкой температуры на суточный ритм вылета можно ожидать, что высокая температура будет действовать в противоположном направлении – уменьшать активность в дневные часы и увеличивать ее в ночные. Такое явление действительно было отмечено в ряде случаев, например, у *Drosophila melanogaster* и сверчков *Gryllus bimaculatus* максимумы локомоторной активности имаго при повышении температуры смещаются с дневного времени на ночные часы (Ikeda, Tomioka, 1993; Tomioka et al., 1998). Однако это не характерно для *Ae. dianfeus*: у исследуемого вида при 21 °С ритмичность вылета вообще исчезает. Повидимому, такая реакция на высокую температуру связана с особенностями экологии объекта и имеет определенный биологический смысл.

Согласно нашим наблюдениям, период окончания развития особей *Ae. dianfeus* совпадает с пересыханием временных водоемов в природе и сопровождается значительным (более 20 °С) увеличением температуры воды. В эксперименте мы, по сути дела, смоделировали те же условия, поместив куколок в высокую температуру (21 °С).

Это вызвало резкое ускорение развития особей, причем, как видно из рис. F, имаго вылетали независимо от времени суток. Очевидно, в природе такая стимуляция метаморфоза в сочетании с аритмичным вылетом способствует тому, что особи успевают завершить развитие в максимально короткие сроки и вылететь из водоема до того, как он пересохнет.

Суточная динамика вылета *Ae. dianteus* может модифицироваться не только прямым воздействием низкой или высокой температуры, но и изменениями температуры на более ранних стадиях развития. Так, у особей, испытавших кратковременное охлаждение на последней личиночной стадии, вылет подавлялся в ночные часы и усиливался в дневные, даже на фоне контрольной температуры. Очевидно, что тенденция изменения ритма такая же, как и при прямом воздействии низкой температуры во время вылета (ср. рис. B, C). Ряд данных указывает на то, что подобный феномен существует и у других насекомых. Так, у некоторых ночных бабочек временное охлаждение на стадии куколки вызывает в последующем сдвиг максимумов выхода имаго (Hirai, 1973; Riemann, 1991) или активности самцов (Truman, 1973) на более теплое время суток. При этом эффект тем более выражен, чем дольше длилось воздействие низкой температуры и чем ближе оно было к моменту вылета (Truman, 1973).

Интересно, что кратковременное повышение температуры на последней личиночной стадии сказывалось на ритме вылета точно так же, как и непродолжительное охлаждение (ср. рис. C, E). Сходство результатов, полученных в двух, казалось бы, противоположных вариантах опыта можно объяснить тем, что при экспозиции личинок в 21 °C насекомые

реагировали не на повышение температуры как таковое, а на ее последующее снижение до контрольной. Такое же явление было отмечено ранее для *Sarcophaga crassipalpus*: у этих мух воздействие холодного или теплового шока на личиночной стадии вызывало одинаковый эффект — смещение максимума вылета имаго на дневное время (Yocum et al., 1994).

На основании полученных результатов можно предположить, что снижение температуры в ходе развития особей *Ae. dianteus* оказывает большее влияние на суточный ритм вылета, чем повышение. Возможно, отмеченная особенность имеет адаптивный характер. Развитие преимагинальных стадий приходится на конец мая, когда в Карелии еще высока вероятность ночных заморозков. Реакция на снижение температуры в ходе развития позволяет подготовить имаго к возможным неблагоприятным температурным условиям в момент вылета, ограничить выход особей из куколок в ночные (в природе — самые холодные) часы. Напротив, кратковременные повышения температуры на Севере, очевидно, редко используются насекомыми как информация для долгосрочного прогноза условий развития.

Таким образом, данные нашего исследования свидетельствуют о том, что ритм выхода из куколок *Ae. dianteus* проявляет значительную пластичность и может легко модифицироваться температурным фактором. Отмеченную особенность можно рассматривать как адаптацию к резким изменениям температурных условий в течение развития особей данного вида. Механизм подобных перестроек ритма в ходе онтогенеза остается неизвестным и требует дальнейшего экспериментального изучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов // Биологические часы. М., 1964. 693 с.
- Брейди Дж. Ритмы поведения у беспозвоночных // Биологические ритмы. Т. 1. М., 1984. 409 с.
- Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых. М., 1984. 216 с.
- Beck S. D. Insect photoperiodism. New York; London, 1980. 387 p.
- Broomer-Korvenkontio M., Koronen P., Hameen-Anttila R. Ecology and phenology of mosquitoes (Diptera, Culicidae) inhabiting small pools in Finland // Acta Ent. Fenn. 1971. Vol. 28. P. 51–73.
- Ikeda M., Tomioka K. Temperature dependency of the circadian locomotor rhythm in the cricket *Gryllus bimaculatus* // Zool. Science. 1993. Vol. 10. P. 597–604.
- Clements A. N. The physiology of mosquitoes. Oxford, London, N. Y., Paris, 1963. 393 p.
- Hirai Y. Studies on timing mechanism of adult eclosion in *Hyphantria cunea*. Tokyo, 1973. 160 p.
- Lankinen P., Riihimaa A. Effects of temperature on weak circadian eclosion rhythmicity in *Chymomyza costata* (Diptera: Drosophilidae) // J. Insect Physiol. 1997. Vol. 43, No 3. P. 251–260.
- Loher W., Wiedenmann G. Temperature-dependent changes in circadian patterns of cricket premating behaviour // Physiol. Entomology. 1981. Vol. 6. P. 35–43.
- Riemann J. G. Effect of temperature and photoperiod on the eclosion rhythm of the sunflower moth (Lepidoptera, Pyralidae) // Environment. Entomology. 1991. Vol. 20, No 5. P. 1322–1327.
- Riihimaa A. Genetic variation in diapause, cold-hardiness and circadian rhythm in *Chymomyza costata*. Oulu, 1996. 52 p.
- Saunders D. S. Insect clocks. Oxford, 1982. 409 p.
- Tomioka K., Wakatsuki T., Katsuyuki S., Chiba Y. Circadian control of hatching in the cricket, *Gryllus bimaculatus* // J. Insect Physiol. 1991. Vol. 37, No 5. P. 365–371.
- Tomioka K., Sakamoto M., Harui Y., Matsumoto N. Light and temperature cooperate to regulate the circadian locomotor rhythm of wild type and period mutants of *Drosophila melanogaster* // J. Insect Physiol. 1998. Vol. 44. P. 587–596.
- Truman J. W. Temperature sensitive programming of the silkworm flight clock: a mechanism for adapting to seasons // Science. 1973. Vol. 182, No 4113. P. 727–729.
- Yocum G. D., Zdarek J., Joplin K. H. et al. Alternation of the eclosion rhythm and eclosion behaviour in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpus*, by low and high temperature stress // J. Insect Physiol. 1994. Vol. 40, No 1. P. 13–21.

ALTERNATION OF THE ADULT ECLOSION RHYTHM IN *AEDES DIANTEUS* (DIPTERA, CULICIDAE)
BY TEMPERATURE DEVELOPMENTAL CONDITIONS

S. G. Karpova

Key words: blood-sucking mosquitoes, *Aedes dianteus*, adult eclosion, daily rhythm, temperature effects.

SUMMARY

The daily adult eclosion rhythm of blood-sucking mosquito *Aedes dianteus* was studied under different temperature conditions, in photoperiod LD = 16:8 and under constant darkness. It was established that the emergence pattern can be modified both by direct influence of low or high temperature and by changes of temperature at the last larval stage. In the constant 17 °C (control) individuals emerged at all time of the day, the activity was reduced only in the beginning of the photophase. At 10 °C the nighttime activity level considerably reduced, while the daytime one increased, in comparison with the control. The individuals that experienced the cooling (from 17 to 10 °C or from 21 to 17 °C) at the end of forth larval stage and which were subsequently tested at 17 °C, changed adult eclosion rhythm in the similar fashion. It is suggested that temperature step-down during the larval development cause the adaptive modification of adult eclosion rhythm. The considerable response of *Ae. dianteus* to high temperature was revealed only in the treatment, where individuals were subjected to 21 °C near beginning of emergence. These specimens exhibited no periodicity and emerged all time of day. The temperature dependent modification of the adult eclosion rhythm is considered as a one of adaptations to the specific thermal regime of ephemeral drying reservoirs in northern regions.



ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ТРУДЫ, ПОДГОТОВЛЕННЫЕ СОТРУДНИКАМИ ЛАБОРАТОРИИ

МОНОГРАФИИ

- **Аниканова В. С.** Кокцидии кроликов, норок и песцов клеточного разведения (систематика, биология, экология). Петрозаводск, 1994. 166 с.
- **Аникиева Л. В., Берестов В. А., Куликов В. А., Осташкова В. В.** Токсаскаридоз песцов. Петрозаводск, 1984. 109 с.
- **Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П.** Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.
- **Бобровских Т. К.** Иксодовые клещи (подсемейство Ixodinae) Карелии. Петрозаводск, 1989. 86 с.
- **Быкова Х. И., Исси И. В.** Микроспоридии – паразиты слепней. Петрозаводск, 1991. 104 с.
- **Дифиллоботриоз песцов.** Петрозаводск, 1988. 144 с.
- **Иешко Е. П.** Популяционная биология гельминтов рыб. Л., 1988. 120 с.
- **Кауфман Б. З.** Преферентное поведение эктоtermных позвоночных. Петрозаводск, 1989. 150 с.
- **Кауфман Б. З.** Некоторые простейшие экспериментальные работы с беспозвоночными. Петрозаводск, 1994. 61 с.
- **Кауфман Б. З.** Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск, 1995. 205 с.
- **Кауфман Б. З.** Биологические основы и методы лабораторного культивирования некоторых беспозвоночных. Петрозаводск, 1997. 100 с.
- **Кауфман Б. З.** Индукция гостального поведения в паразитарных системах. Петрозаводск, 1999. 119 с.
- **Лутта А. С.** Слепни (Diptera, Tabanidae) Карелии. Л., 1970. 300 с.
- **Лутта А. С., Быкова Х. И.** Слепни (сем. Tabanidae) Европейского Севера СССР. Л., 1982. 184 с.
- **Митенев В. К., Шульман Б. С.** Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Мурманск, 1999. 71 с.
- **Румянцев Е. А.** Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Карело-Кольская лимнологическая область. Петрозаводск, 1996. 188 с.
- **Румянцев Е. А., Иешко Е. П.** Паразиты рыб водоемов Карелии. Систематический каталог. Петрозаводск, 1997. 120 с.
- **Румянцев Е. А., Малахова Р. П.** Паразиты и болезни рыб Карелии. Петрозаводск, 1983. 136 с.
- **Соловьева Г. И.** Паразитические нематоды древесных и травянистых растений. Обзор рода *Paratylenchus*. Л., 1972. 105 с.
- **Соловьева Г. И.** Нематоды овощных и кормовых культур. Петрозаводск, 1974. 50 с.
- **Соловьева Г. И.** Экология почвенных нематод. Л., 1986. 248 с.
- **Соловьева Г. И., Васильева А. П., Груздева Л. И.** Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Северо-Запада СССР. Л., 1976. 107 с.
- **Соловьева Г. И., Кралль Э. Л.** Осоковая ангина. Л., 1983. 80 с.
- **Соловьева Г. И., Груздева Л. И., Козловская Я.** Влияние минеральных удобрений на сообщества почвенных нематод. Петрозаводск, 1989. 135 с.
- **Усова З. В.** Фауна мошек Карелии и Мурманской области. М.; Л., 1961. 286 с.
- **Физиология глободерорезистентности картофеля** / Г. И. Соловьева, Е. В. Потаевич, А. П. Богданова, И. В. Макарычева, Т. Е. Коваленко. Л., 1989. 136 с.
- **Шарков А. А.** Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Мурманской обл. Петрозаводск, 1990. 32 с.
- **Шарков А. А., Лобкова М. П., Рипатти А. П.** Краткий определитель кровососущих комаров Карельской АССР. Петрозаводск, 1987. 41 с.
- **Шарков А. А., Рипатти А. П.** Краткий определитель кровососущих комаров Мурманской области. Петрозаводск, 1989. 49 с.
- **Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е.** Паразиты рыб Белого моря. М.; Л., 1953. 192 с.
- **Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф.** Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., 1974. 108 с.

СБОРНИКИ

- Труды Карело-Финского филиала АН СССР. Вып. 4. Серия паразитологическая. Петрозаводск, 1956. 160 с.

- Вопросы паразитологии Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. 14. Петрозаводск, 1959. 152 с.
- Вопросы паразитологии Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. 30. Петрозаводск, 1961. 210 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Т. II. Ихтиология, гидробиология и паразитология. Петрозаводск, 1962. 271 с.
- К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л., 1964. 188 с.
- Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972. 207 с.
- Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1976. 240 с.
- Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980. 176 с.
- Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. 168 с.
- Экология паразитических организмов. Петрозаводск, 1985. 135 с.
- Принципы и методы экологической фитонематологии. Петрозаводск, 1985. 161 с.
- Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск, 1986. 148 с.
- Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйинных отношений. Петрозаводск, 1988. 182 с.
- Parasites of freshwater fishes of North-West Europe. Petrozavodsk, 1989. 174 p.
- Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск, 1991. 173 с.
- Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. 205 с.

РЕФЕРАТЫ

УДК 576.8 (470.1/.2)

Итоги паразитологических исследований за 50 лет. Иешко Е. П., Румянцев Е. А. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 8–9.

Подводятся итоги паразитологических исследований за 50 лет. В паразитологических исследованиях с самого начала развиваются два основных направления – гельминтологическое и арахноэнтомологическое. В последние годы внимание направлено и на изучение фауны паразитов мелких млекопитающих.

УДК 632.651

О развитии фитонематологии в Карелии. Груздева Л. И. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 10–12.

Начало развития фитогельминтологии в Карелии относится к 1961 г. и связано с именем Г. И. Соловьевой. Под ее руководством изучена фауна и экология свободноживущих и фитопаразитических нематод, закономерности их расселения в зависимости от природно-климатических условий, типа растительности, антропогенных факторов. В настоящее время исследования проводятся по проблеме антропогенной биодинамики в плане изучения биоиндикационной роли нематод на популяционном, организменном и клеточном уровне. Большая экспериментальная работа осуществляется по культивированию нематод на искусственных питательных средах.

УДК 591.69–7

Паразитофауна рыб Ладжского озера. Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 13–24: табл. 15. Библиогр. 12 назв.

Исследована паразитофауна некоторых видов рыб Ладжского озера в районе Усть-Обжанки (Олонецкий район). В данной публикации представлена лишь ее общая характеристика. Более подробный анализ будет проведен при завершении общего фаунистического исследования паразитов рыб этого водоема. Паразитофауна рыб Ладжского озера характеризуется максимальным видовым разнообразием, которое не наблюдается в других озерах

Европы. В результате хозяйственной деятельности человека в водоем проник ряд новых видов из других регионов. Но несмотря на эвтрофикацию и загрязнение прибрежных акваторий, Ладжское озеро сохраняет черты, присущие крупным олиготрофным водоемам.

УДК 591.69–7

Паразиты рыб озера Толвоярви. Румянцев Е. А., Шульман Б. С. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 25–29: табл. 5. Библиогр. 6 назв.

Исследованы паразиты рыб Толвоярви – водоема, расположенного в 50 км к северо-западу от г. Суоярви. Обнаружено более 80 видов паразитов. Судя по паразитологическим данным, этот водоем относится к мезотрофному классу и не испытывает сколько-нибудь значительного влияния процессов дистрофикации и загрязнения.

УДК 591.69–758.54–755.43

Разнообразие паразитов гольца усатого (*Nemachilus barbatulus* L.) и бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* L.) в урбанизированной экосистеме реки Лососинки. Евсеева Н. В. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 30–35: табл. 2, ил. 2. Библиогр. 21 назв.

Представлены предварительные результаты ихтиопаразитологического обследования р. Лососинки, испытывающей в нижнем течении комплексное антропогенное воздействие. Изучена паразитофауна двух массовых видов рыб – гольца усатого и бычка-подкаменщика. Список паразитов первого содержит 26 видов, второго – 17. В обоих случаях простейшие составляют более половины всех видов. Проведен сравнительный анализ общности фаун паразитов исследованных рыб из разных по антропогенной нагрузке мест обитания. Проявлением влияния загрязняющих веществ могут рассматриваться изменения в составе фауны, численности отдельных видов, наличие патогенных, неспецифичных и привнесенных видов паразитов.

УДК 591.69–755.32

Структура и разнообразие паразитарных сообществ хариуса (*Thymallus thymallus* L.) реки Оланги. Барская Ю. Ю. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Се-

вера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 36–39: табл. 2, ил. 1. Библиогр. 7 назв.

Изучен видовой состав паразитов хариуса, характер и особенности заражения. Приводится анализ структуры паразитарного сообщества. Оцениваются изменения, произошедшие за многолетний период в сообществе паразитов хариуса. Паразитарное сообщество, существующее на данный момент времени, оценивается как устойчивое, поскольку описывается высоким коэффициентом видовой разнообразия и равномерным распределением видов.

УДК 591.69–755.32–512.112

Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним. Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П., Широков В. А. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 40–48: табл. 7, ил. 2. Библиогр. 25 назв.

Приводятся результаты паразитологических и ихтиологических исследований лососевых рек Карелии в 1992–1998 гг. Представлены данные по зараженности молоди семги моногенеей *Gyrodactylus salaris* в р. Кереть. Отмечено, что численность популяции семги в р. Кереть за последние годы резко упала. Основные причины – увеличение неучтенного вылова ее в Белом море и влияние паразита *G. salaris*. Обсуждаются причины заноса паразита в данный водоем и возможные меры борьбы с ним.

УДК 591.69–758.31–512.1

Популяционные аспекты изучения паразитарных сообществ рыб на примере паразита окуня *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae). Аникиева Л. В., Иешко Е. П. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 49–57: табл. 2, ил. 10. Библиогр. 22 назв.

Проведена оценка морфологической разнородности, численности и размерно-возрастной структуры *Proteocephalus percae* из трех водоемов, различающихся по комплексу абиотических и биотических факторов. Рассмотрены внутри- и межпопуляционные механизмы поддержания устойчивости популяций паразитов рыб. Показано, что главную роль в формировании численности и структуры (морфологической, размерной и возрастной) популяции паразита играют биоценотические условия обитания хозяина и процессы, определяющие состояние и динамику водных сообществ.

УДК 591.69–758.31–755.43

Фенотипическая изменчивость паразита лососевидных рыб *Proteocephalus longicollis* (Zeder,

1800) из обыкновенного гольяна (*Phoxinus phoxinus*). Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 58–63: табл. 1, ил. 2. Библиогр. 28 назв.

Изучены качественные и количественные признаки паразита сиговых рыб *Proteocephalus longicollis* из представителя отряда карпообразных – обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*. Выявлено упрощение фенотипической структуры вида за счет выпадения редких вариаций и сужение нормы реакции количественных признаков. Вероятно, отдельные вариации признаков играют неодинаковую селективную роль в адаптивной радиации вида паразита. Они также неравноценны в формировании устойчивости вида к воздействию неблагоприятных для выживания факторов.

УДК 581.55–513.2 (470.22)

Фауна почвообитающих нематод в естественных и трансформированных биоценозах Карелии. Груздева Л. И. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 64–68: табл. 5. Библиогр. 6 назв.

Анализируется фауна почвообитающих нематод лесных, луговых биоценозов, агроценозов Карелии. Отмечается увеличение разнообразия фауны естественных ненарушенных биоценозов в направлении с севера на юг Карелии и с запада на восток. Антропогенное влияние сопровождается снижением видового разнообразия фауны, показателей зрелости сообществ нематод, повышением численности паразитических видов в агроценозах.

УДК 595.132:504.53.054

Почвенные нематоды как индикаторы индустриального загрязнения. Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., Груздева Л. И., Иешко Е. П. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 69–77: табл. 3, ил. 5. Библиогр. 32 назв.

Анализируются изменения фауны нематод в зоне загрязнения Костомукшского ГОКа. Одновременно оценивается действие поллютантов в лабораторном эксперименте с модельным объектом – нематодой *Panagrolaimus rigidus*. В целом не выявлено сильных изменений и нарушений в сообществах нематод из естественных биоценозов. Отмечено снижение общей численности нематод на площадках, расположенных в импактной зоне ГОКа. Это подтверждено и в экспериментальных условиях при выращивании нематод на средах, содержащих почвенные вытяжки исследованных природных площадок.

УДК 591.69–936.3 (470.22)

Паразиты обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии. Аниканова В. С.,

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 78–85: табл. 2, ил. 1. Библиогр. 40 назв.

Проведен анализ паразитофауны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии. Выявлены 32 вида паразитов пяти систематических групп (трематоды, цестоды, нематоды, гамазовые и иксодовые клещи). Из них *Longistriata* sp., *Molluscotaenia crassiscolex*, *Neoskrjabinolepis schaldybini*, *Ditestolepis diaphana*, *Ixodes persulcatus*, *I. trianguliceps*, *Hirstionyssus eusoricis* являются доминирующими видами, составляют ядро паразитофауны *S. araneus* и определяют ее качественную структуру. Обнаружены значительные различия по экстенсивности и интенсивности инвазии между отдельными группами экто- и эндопаразитов. Преобладают паразиты со сложным циклом развития. Особенности питания хозяина и его поведение определяют видовое разнообразие паразитов.

УДК 591.69–936.3–51 (470.22)

Особенности формирования гельминтофауны бурозубок *Sorex araneus* L. и *S. minutus* L. Южной Карелии. Аниканова В. С., Иешко Е. П. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 86–90: табл. 3. Библиогр. 16 назв.

Анализ видового состава гельминтов исследованных бурозубок Южной Карелии показал, что наибольшее видовое разнообразие гельминтов выявлено у обыкновенной бурозубки (21 вид), тогда как у малой найдено лишь 9 видов. Различия видового состава гельминтов и характера заражения, видимо, связаны с территориальным размещением и особенностями трофического поведения хозяев.

УДК 591.69–932:502.4 (470.22)

Анализ паразитарных сообществ мышевидных грызунов национальных парков «Паанаярви» и «Оуланка». Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Аниканова В. С., Беспятова Л. А. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 91–95: табл. 2, ил. 2. Библиогр. 25 назв.

Изучена паразитофауна мышевидных грызунов парков «Паанаярви» и «Оуланка». Выявлено 18 видов паразитов четырех систематических групп: *Cestoda* (6), *Nematoda* (4), *Gamasina* (7), *Ixodidae* (1). Проведен анализ паразитарных сообществ двух смежных территорий и обсуждены факторы, влияющие на значение индексов видового разнообразия. Установлено, что разнообразие паразитарного сообщества мышевидных грызунов в национальном парке «Паанаярви» выше, чем в «Оуланке».

УДК 591.69–82

Гельминтологические исследования *Larus canus*, *L. argentatus* и *Sterna hirundo* Онежского и Ладожского озер. Мартынов Р. С. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 96–99: табл. 4. Библиогр. 8 назв.

Приводится список гельминтов, встречающихся в кишечнике и почках сизой чайки (*Larus canus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*). Проанализирована экстенсивность заражения чаек отдельными родами гельминтов.

УДК 591.557

Некоторые аспекты паразитарной модификации репродуктивного поведения хозяев. Кауфман Б. З. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 100–103. Библиогр. 32 назв.

Проведенный анализ показал, что индуцируемые при паразитарных инвазиях поведенческие реакции, связанные с репродуктивными процессами хозяина, в большинстве случаев не представляют собой чего-то качественно отличающегося от присущего последнему поведенческого диапазона. Целью модификаций служит не только оптимизация условий циркуляции инвазионного материала и условий обитания паразита в хозяине, но и отчасти противодействие депрессии популяции хозяев.

УДК 591.152:595.771

Некоторые биоритмические особенности кровососущих комаров как адаптация к условиям Севера (на примере *Aedes communis*). Карпова С. Г., Кауфман Б. З. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 104–106: ил. 1. Библиогр. 14 назв.

Изучена суточная динамика вылета из куколок *Aedes communis* DeG. при естественном фотопериоде (С:Т = 17:7 ч) и в аperiodических световых условиях (постоянный свет, постоянная темнота). Установлено, что момент отрождения имаго определяется внутренними и внешними причинами. Посредством врожденных периодических изменений в самом организме выход из куколки подавляется в течение короткого периода времени в начале светового дня. В остальное время суток динамика вылета определяется прямым влиянием внешних факторов. Данная особенность способствует высокой пластичности ритма выхода из куколок и служит одной из адаптаций кровососущих комаров к своеобразным условиям Севера.

УДК 591.346:595.771

Модификация суточного ритма вылета из куколок *Aedes dianteus* (Diptera, Culicidae) темпера-

турными условиями развития. Карпова С. Г. // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 107–111: ил. 1. Библиогр. 17 назв.

Изучен суточный ритм выхода из куколок кровососущих комаров *Aedes diantaeus* в различных вариантах температурных условий на фоне фотопериода С:Т = 16:8, а также при постоянной темноте. Установлено, что суточная динамика вылета зависит как от абсолютных значений температуры в течение вылета, так и от изменений этого фактора на последней личиночной стадии. При 17 °С выход имаго протекает круглосуточно, с регулярным сни-

жением интенсивности в начале светового дня. В условиях низкой температуры (10 °С) вылет подавляется в ночные часы и усиливается в дневное время. Такой же эффект отмечается, если особи испытывали охлаждение (с 21 до 17 °С или с 17 до 10 °С) в конце 4-й стадии или в начале стадии куколки. Предполагается, что резкие понижения температуры в ходе развития личинок и куколок вызывают адаптивные перестройки суточного ритма вылета имаго. Повышение температуры оказывает заметное влияние только при непосредственном воздействии в момент вылета, при этом отрождение имаго становится аритмичным. Возможность модификации суточной динамики вылета рассматривается как адаптация кровососущих комаров к специфическому термическому режиму эфемерных пересыхающих водоемов в условиях Севера.

Научное издание

**ЭКОЛОГО-ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА**

*Печатается по решению Ученого совета
Института биологии
Карельского научного центра РАН*

Редактор И. Г. Варваровская
Оригинал-макет Е. Е. Насонкова

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99 г. Подписано в печать 26.11.2001. Формат 60x84¹/₈. Бумага офсетная UNION PRINT S.
Гарнитура JournalSansC. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 13,8. Усл. печ. л. 13,6. Тираж 250 экз. Изд. № 21. Заказ № 253

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50